ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

56. BAND (168/169., 170. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.



UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

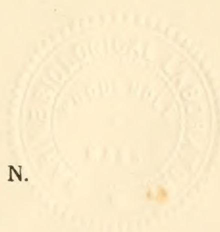
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN — O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN BONN.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

56. **BAND** (168/169., 170. HEFT).

MIT 16 TAFELN UND ZAHLREICHEN TEXTABBILDUNGEN.



WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1919.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A. G., Würzburg.

Inhalt.

168/169. **Heft** (ausgegeben im November 1918).

170. **Heft** (ausgegeben im April 1919).

ZUR ANATOMIE DER PRIMÄREN PERITONEUMFALTEN DES CÄCALAPPARATES UND DER RECESSUS ILEO-CAECALES.

EINE VERGLEICHEND-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNG: MAMMALIA.

VON

DR. A. FORSTER,
PRIVATDOZENT UND ASSISTENT AM ANATOMISCHEN INSTITUT
IN STRASSBURG I. E.

MIT 68 FIGUREN IM TEXT UND 4 TABELLENBEILAGEN.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

Einen der wichtigsten Punkte in der Anatomie des Bauchfelles bildete seit geraumer Zeit die Formation der Peritonealfalten und -taschen. Nicht zum wenigsten war es dabei die praktische Seite dieser eigenartigen Erscheinungen, welche die ganze Untersuchung leitete. Die inneren, intraperitonealen Hernien bedurften einer wissenschaftlichen Erklärung, andererseits waren es die gelegentlich vorkommenden Lagerungsverhältnisse des Processus vermiformis in solchen Recessus bzw. Fossae peritoneales [Fromont[1]), Elliot[2]), Liertz[3])], fernerhin das Auftreten besonderer Cysten, welche das Interesse so mancher sachkundiger und kritischer Forscherintelli-

---

[1]) Fromont, H. Ph., Contribution à l'anatomie topographique de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif. Thèse de Lille. 1890. S. 14: „Dans 70% des cas" — auf S. 16 ist nur 60% angegeben — „il (der Processus vermiformis) est situé à la partie interne du coecum dans une fossette formée par deux feuillets péritonéaux" (gemeint ist die Fossa ileo-caecalis inf.).

[2]) Elliot, J. W., beschreibt einen Fall, in welchem durch operativen Eingriff der Wurmfortsatz aus der Fossa entfernt wurde und bemerkt dazu, S. 558: „By courtesy of Dr. Whitney I have examined forty normal cases in the pathological laboratory of the Harvard Medical School, and have found in fifteen of these cases ileo-caecal fossae to placed, and of sufficient depth, as to make a convenient resting-place for the appendix . . . (The possibility of intestine being caught in an ileo-caecal fossa has been suggested, but the case here reported is the first instance, so far as I know, where an operator has found the appendix there." Excision of the vermiform appendix between the attacks in a case of chronic appendicitis, the appendix being found in an ileo-caecal fossa. The american Journ. of Med. sc. Vol. CI. 1891. S. 556—560.

[3]) Rh. Liertz, Über die Lage des Wurmfortsatzes. Arch. f. klin. Chir. Bd. 89. H. 1. S. 62.

genzen wachriefen [Widerhofer[1]), Schott[2]), Lockwood and Rolleston[3]), Bochdaleck[4])]. So sehen wir denn auch, dass nicht allein in der rein anatomischen Fachliteratur, sondern auch in den chirurgischen Arbeiten der Gegenstand in seiner anatomischen Grundlage dargetan wird, nämlich die Frage nach der Entwickelung und Bildung der Plicae und Fossae peritoneales [Tuffier[5]), Jonnesco und Juvara[6])].

Allzu zahlreich finden sich im besonderen die Mitteilungen über die hier in Frage kommenden Bildungen in der Umgebung des Cäcum: ist doch diese Gegend in chirurgischer Hinsicht eine der wichtigsten Regionen der Bauchhöhle! Ich verweise dazu einfach auf die Arbeiten, welche sich z. B. mit den Lage-, Länge-, Dickenverhältnissen des Processus vermiformis, mit den Eigentümlichkeiten seines Peritonealüberzuges befassen [Treves[7]), Ferguson[8]), Condamin[9]),

---

1) Widerhofer, H., Beobachtungen aus den Kinderheilanstalten Wiens. S. 38—39. Jahrb. der Kinderheilk. II. Jahrg. 1859.

2) Schott, Beiträge zur Anatomie der Fossa iliaca. Wochenblatt der Zeitschrift der k. k. Gesellsch. d. Ärzte in Wien. 1862. S. 345—347.

3) Lockwood, C. B., and Rolleston, H. D., On the fossae round the caecum, and the position of the vermiform appendix, with special reference to retro-peritoneal hernia. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVI. 1892. S. 130—148.

4) Bochdaleck jun., Über den Peritonealüberzug der Milz und das Ligamentum pleuro-colicum. Reicherts Arch. 1867. S. 565—614.

5) Tuffier, M., Etude sur le caecum et ses hernies. Arch. gén. de méd. Vol. 159. 1887. Vol. I. S. 641—666.

6) Jonnesco et Juvara, Anatomie des ligaments de l'appendice vermiculaire et de la fossette iléo-appendiculaire. Le progrès méd. 1894. 22e année. T. XIX.

7) Frederick, Treves, Lectures an the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. The British Med. Journ. 1885. Vol I. S. 415, 470, 527, 580.

8) Ferguson, J., Some important points regarding the appendix vermiformis. The american Journ. of Med. sc. Vol. CI. 1891. S. 61—62.

9) Condamin, Appendice iléo-caecal. Province méd. 1891 (21 févr.). — Die Arbeit war mir leider nicht zugänglich.

Clado[1]), Legueu[2])]. Um so auffallender mag demgegenüber, d. h. gegenüber der angewandten Mühe und Sorgfalt bei den mannigfachen Investigationen empfunden werden, dass keine richtige Einigung über den Mechanismus bei der Entwickelung der Plica und Fossa ileo-caecalis inf. erzielt ist. Ja statt klarer Einblicke in die Frage erhielt man vielfach nur noch weniger präzise Resultate [Pérignon[3])].

Die Plica ileo-caecalis sup. kann in ihrer Bildung als dargetan gelten. Sie wird als eine sogenannte Gefässfalte angesehen, und mit Recht wird ihre Entstehung auf ein besonderes Vorspringen eines arteriellen Astes der Art. ileo-colica, der Art. ileo-caecalis ant. [Túffier[4]), Broesike[5])] über das Niveau des umliegenden Bauchfelles angesehen. Im speziellen ist der Mechanismus so gedacht, dass das betreffende Gefäss, von dem Hauptstamm dicht an der Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm abgehend, in kürzestem Wege über die ventrale Seite des Colon über die Gegend der Valvula Bauhini nach der Vorderseite des Cäcum herabzieht [Pérignon[6])]. Hat der Blinddarmapparat eine besondere Stellung, so wechselt die Anordnung der Falte[7]). Immerhin scheinen mir dabei einige Momente nicht hinreichende Berücksichtigung

[1]) Clado, Appendice caecal. Compt. rend. de la soc. de biol. 1892. S. 133—172.

[2]) Legueu, F., La situation du caecum chez l'enfant. Bull. de la soc. anat. de Paris. 5e série. T. VI. 1892. S. 55—69.

[3]) Pérignon, L., Etude sur le développement du péritoine. Thèse de Paris 1892. S. 102. „C'est un des sujets“ — gemeint ist das Studium der Fossae und Plicae peri-caecales — „sur lesquels s'est le plus portée l'attention des anatomistes et les nombreux travaux qui en sont résultés n'ont pas toujours contribué à éclaircir la question.“

[4]) Tuffier, M., Etude sur le caecum et ses hernies. Arch. gén. de méd. Vol. 159. Vol. I. 1887. S. 641—666.

[5]) Broesike, G., Über intraabdominelle (retroperitoneale) Hernien und Bauchfelltaschen. 1891.

[6]) Pérignon, L., l. c., S. 111.

[7]) Jonnesco et Juvara, Anatomie du caecum et de l'appendice iléo caecal. Bull. de la soc. anat. de Paris, 1894. 5e S. T. VIII. S. 58.

gefunden zu haben, auf die weiter unten im Verlaufe der Einzeldarstellung eingegangen wird.

Desgleichen sind auch der Recessus subcaecalis [Waldeyer[1])], die Fossa subcaecalis, die auch in der Mehrzahl vorkommen kann und welche, wie schon Treitz[2]) erwähnt, sehr verschiedene Form annehmen kann, in ihrer Entstehung einwandfrei klargestellt. Dieselben sind ähnlich wie die Recessus peritonei von Toldt[3]) am lateralen Rand des Colon ascendens durch mehr oder weniger weitgehende Verklebung des Peritonealüberzuges des Cäcum bzw. des Colon ascendens mit dem parietalen Blatt des Bauchfelles verursacht: unstät in ihrer Bildung, sind sie ungleich bei ihrem Vorkommen, verschieden selbst in der Zahl.

Enorm schwieriger erscheint dagegen die Bedeutung der Entfaltung der Plica ileo-caecalis inf. und des mit ihr in direktem Zusammenhange stehenden Recessus ileo-caecalis inf., wie ja auch die eigentliche anatomische Umgrenzung dieses letzteren viel Diffikultäten bereitete. So fasste ja Treitz[4]), welcher, wie eben bemerkt, im Jahre 1857 die Fossa subcaecalis beschrieb, und als erster auf diese eigenartige Peritonealvertiefung hinwies, die Fossa ileo-caecalis unter denselben Begriff. Seither haben uns weitere detailliertere Untersuchungen die mehr rohe Absetzung der verschiedenen Bauchfelleinstülpungen im Gebiet der Ileo-caecal-Gegend gekennzeichnet, nichtsdestoweniger ist die Erklärung der dabei obwaltenden mechanischen Eigentümlichkeiten nicht ganz ein-

---

[1]) Waldeyer, Hernia peritonealis nebst Bemerkungen zur Anatomie des Peritoneums. Virchows Arch. Bd. 60. 1874. S. 91.

[2]) Treitz, W., Hernia retroperitonealis. Ein Beitrag zur Geschichte der inneren Hernien. Prag. 1857.

[3]) Toldt, C., Bau- und Wachstumsveränderungen der Gekröse des menschlichen Darmkanals. Denkschriften der Kaiserl. Akad. d. Wissenschaft. Math.-Naturwiss. Klasse. 1879.

[4]) Treitz, W., l. c., S. 108.

wandfrei festgestellt; speziell was den Recessus ileo-caecalis inf. angeht, so ist die Anschauung noch etwas trübe. So wurden in der nach Treitz einsetzenden Forschung einmal glatte Muskelzellen in Anspruch genommen als ursächlicher Faktor: muskuläre Theorie [Luschka[1]), Toldt[2])]. Diese glatten contractilen Elemente würden sich bei dem Wachstum des Cäcum, bei der Einknickung desselben nach links zu, welche ja zur Bildung der Valvula Bauhini führt [Toldt[3])], von der Längsmuskulatur der Darmoberfläche ablösen [Tarenetzky[4])] und weiterhin, geradezu selbständig wirkend, die

---

[1]) Luschka, H., Über die peritoneale Umhüllung des Blinddarmes und über die Fossa ileo-coecalis. Virchows Arch. Bd. 21. 1861. S. 288.

[2]) Toldt, C., l. c., S. 33: „Die Plica ileo-caecalis hingegen hat offenbar eine ganz andere Bedeutung“ —als die Falte, welche den Recessus ileo-caecalis superior begrenzt und als das Mesenteriolum, welche beide als Gefässfalten von Toldt angesehen werden —. „Sie ist nicht in so früher Zeit deutlich erkennbar, als wie die beiden genannten Gekrössäume. Der Umstand, dass sie keine grösseren Gefässe, wohl aber Bündel glatter Muskelfasern enthält (Luschka), welche ich schon zu Ende des fünften Embryonalmonats nachweisen konnte, und dass ein Zusammenhang dieser Bündel mit der Muskelhaut des Darmes besteht, weist darauf hin, dass die Plica ileo-caecalis ein Stück abgehobenen Peritonealüberzuges des Darmes sein dürfte. Nach ihrer Anheftung am Darme und nach der Art ihrer Ausdehnung während des foetalen Wachstums möchte ihre Entstehung etwa so zu erklären sein, dass zunächst in dem Winkel, welcher durch das Basalstück des Wurmfortsatzes und durch das Endstück des Ileum eingeschlossen ist, infolge des Wachstums beider Darmteile nach verschiedener Richtung der Bauchfellüberzug mit einem Teile der äusseren Muskellage abgehoben wird; die so gebildete Bauchfellfalte muss sich in dem Masse vergrössern, als die früher jenem Winkel nahe anliegenden Punkte des Ileum und des Wurmfortsatzes, durch das fortschreitende Wachstum von diesem sich mehr und mehr entfernen. Die später so häufig auftretenden Modifikationen des Recessus ileo-caecalis inferior müssen jedenfalls auf die sehr variable Art der Anheftung des Blinddarmes und des Wurmfortsatzes, sowie auf teilweise Verlötungen des Mesenteriolum und der Plica ileo-caecalis zurückgeführt werden.“

[3]) Toldt, C., Die Formbildung des Blinddarmes. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft zu Strassburg. 1894. Ergänzungsh. z. Anat. Anz. IX. Bd. 1894. S. 219—223.

[4]) Tarenetzky, A., Beiträge zur Anatomie des Darmkanals. Mémoires de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. VIIe S. T. XXVIII. 1881. S. 2: „Drängt man mit einer Nadel die Spitze des Wurmfortsatzes vom linken

Abhebung des Peritoneum zur Faltenbildung begünstigen (Pérignon). Dieser Autor ist besonders ein Verfechter der genannten Auffassung, insofern er die glatten Muskelfasern in ausserordentlich starker Entwickelung vorfand in dem „Repli iléo-appendiculaire“ [1]).

Bald wurde genau wie bei dem Recessus ileo-caecalis sup. das causale Moment auch für den Recessus ileo-caecalis inf. in dem Verlauf eines arteriellen Zweiges gesehen, welcher von der Art. appendicularis rückwärts sich abzweigt und nach dem unteren freien Rand des Ileum-Endstückes hinstrebt: Gefässtheorie Merkel [2]). Allerdings gibt Broesike [3]), welcher

Schenkel“ — Darmschenkel — „ab, so kann man sich überzeugen, dass in dem auf diese Weise entstehenden Zwischenraume sich eine kleine freie Falte befindet, welche die Basis des Wurmfortsatzes mit dem Endstücke des Ileum verbindet, und aus einer Fortsetzung beider Platten des an den betreffenden Abschnitt des Ileum sich anheftenden Mesenteriums besteht. Die Falte ist das . . . Ligamentum ileo-caecale; die Untersuchung desselben in späteren Perioden, in denen es mehr entwickelt ist, verschafft die Überzeugung, dass dasselbe nicht eine einfache Peritonealfalte ist, sondern dass es in einer viel engeren Beziehung zu den durch dasselbe verbundenen Darmteilen steht. Auf Grund der mikroskopischen Untersuchung ist anzunehmen, dass gleichfalls mit der Entwickelung des Bandes als Peritonealfalte in dasselbe ein Teil der Längsmuskulatur des Ileum übertritt, um sich mit den Längsmuskelfasern des Processus vermicularis zu verbinden.“

[1]) Pérignon, L., l. c., S. 112: „Nous les avons souvent observées“ — gemeint sind die glatten Muskelzellen im repli ‚iléo-appendiculaire‘ — „même à l’oeil nu et principalement chez deux adultes, chez lesquels le repli très développé avait une apparence réellement charnue; les fibres lisses qu’il renfermait étaient très visibles, arciformes et se continuaient de la façon la plus nette avec celles formant la paroi de l’iléon.“

[2]) Merkel, Fr., J. Henles Grundriss der Anatomie des Menschen 4. Aufl. 1901. Text S. 346: „. . . Plica ileo-caecalis, welche durch einen aufsteigenden Ast der A. appendicularis hervorgerufen wird.“

[3]) Broesike, G., Über intraabdominelle (retroperitoneale) Hernien und Bauchfelltaschen. 1891. S. 57: „Auch ich möchte meine Meinung über diese Falte“ — gemeint ist die Plica ileo-caecalis inf. — „kurz dahin präzisieren, dass dieselbe zweifellos primär als Muskelfalte anzusehen ist, welche jedoch ihre Blutgefässe von den Vasa appendicularia erhält.“ Und weiterhin, S. 58: „Nach alledem muss ich annehmen, dass, wenn die Plica ileo-appendicularis auch primär eine Muskelfalte ist, ihre Weiterentwicklung doch von dem Verhalten ihrer Randgefässe, sowie der Vasa appendicularia und des Mesenteriolum abhängig ist, und dass dieselbe somit später mehr den Charakter einer Gefässfalte annimmt.“

besonders diese Auffassung vertritt, ohne weiteres zu, dass daneben auch die Wirkung von glatten Muskelfasern als ursächlicher Faktor zu gelten hat.

Ganz anders demgegenüber gestaltet sich die Auffassung von Fromont[1]), welche — wir können es gleich schon festlegen — ziemlich unwissenschaftlich gehalten erscheint. Nach Feststellungen am erwachsenen Menschen ist nämlich die Plica ileo-caecalis inf. genau wie das Mesenterium als ein Produkt der Spaltung des Mesenterium in der Fläche anzusehen. Ein vorderes Blatt gelangt vor dem Ileum, ein dorsales Blatt hinter dem Endstück des Dünndarmes nach dem Cäcum bzw. nach dem Processus vermiformis: Mesenteriumtheorie. Wie im einzelnen dieser eigenartige Entwickelungsvorgang zu deuten ist, welcher den Endteil des Ileum in ganz auffallender Weise auszeichnen soll, und der vielleicht auch Clado[2]) in seiner Beurteilung der Bauchfellfalten in

[1]) Fromont, H. Ph., Contribution à l'anatomie topographique de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif. Thèse de Lille. 1890. S. 16: „En effet sauf dans un cas où cet appendice" — gemeint ist der Wurmfortsatz — „n'était représenté que par un bourgeon charnu de un centimètre à peine de longueur, j'ai toujours trouvé le diverticule caecal réuni à la partie terminale de l'iléon par un méso très bien constitué. Ce méso est formé de la façon suivante: la partie terminale du mésentère arrivée au niveau du caecum se dédouble en deux feuillets distincts, l'un contourne la partie antérieure de l'iléon et forme le feuillet antérieur du méso iléo-caecal, l'autre suit le bord inférieur de la partie terminale de l'iléon et se replie sur l'appendice, constituant ainsi le feuillet postérieur du même méso. Les deux feuillets ainsi constitués vont d'une extrémité à l'autre de l'appendice, mais, chose curieuse et peu explicable, ils se soudent seulement à l'extrémité inférieure. Ils délimitent ainsi une cavité pyramidale triangulaire à base libre tournée en dedans, à sommet tournée en haut et en dehors, et correspondant à l'espace qui sépare les terminaisons de l'appendice iléo-caecal et de l'iléon. . . . Assez souvent (huit fois sur quarante), il arrive de trouver les deux feuillets du méso iléo-caecal soudés dans leur totalité, d'où effacement complet de la fossette."

[2]) Clado, l. c., S. 141: „Si je ne craignais pas de compliquer encore la nomenclature de la question" — gemeint sind die Peritonealverbindungen — „je proposerais d'appeler les replis péritonéaux de l'appendice :méso-appendice postérieur (vrai méso-appendice) et méso-appendice antérieur, repli iléo-appendiculaire de Jonnesco ou iléo-coecal supérieur de Tuffier" — soll wohl inférieur heissen —.

der Umgebung des Appendix beeinflusste, ist nicht zu ermitteln.

Allenfalls mag die Ansicht Fromonts als eine speziellere Auffassung und individuelle Deutung der an sich mit vielem inneren Werte ausgestatteten Theorie von Treves, der Substitutionstheorie[1]) hingestellt werden. Auf vergleichend-anatomischen Daten fussend, nennt Treves die Plica ileo-caecalis inferior eine blutgefässlose Membran; steht also ohne weiteres mit Broesikes Anschauung, welche er ja nicht kannte, insofern als diese erst später formuliert wurde, in völligem Gegensatz. „Gefässlose Falte“ mag wohl eine nicht richtig gewählte Ausdrucksweise gewesen sein. Es ist ja von vornherein nicht anzunehmen, dass durchaus kein Blutleiter in der fraglichen Peritonealduplikatur sich vorfindet. So hat Tuffier[2]), welcher ganz auf den Standpunkt von Treves sich stellt und die Falte schlechterdings auch als „keine Gefässe enthaltend“ bezeichnet, einen venösen Ast an 3 Exemplaren angetroffen, der von dem Processus vermiformis zum Cäcum ging. Er führt als Beleg seine Resultate an 40 venösen

[1]) Treves, Fr., Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. The British Med. Journ. 1885. Vol. I. S. 529: „The plica in question“ — gemeint ist die Plica ileo-caecalis inferior — „is distinguished from the other folds in the vicinity by its bloodlessness. Even in well injected specimens, it may not present any visible vessels. If it do present any arteries, then they will still be very small, and will be derived from the vessel that runs in the free margin of the mesentery of the appendix. For convenience of description, and until some name is devised, it may be called the bloodless fold. . . . Now, on turning to the human caecum, it will be seen that the anterior vascular fold exists as the plica that forms the superior ileo-caecal fossa. The posterior vascular fold, with its distinct bloodvessel, exists in man as the mesentery of the appendix; while the fold in the human subject that has been termed the bloodless fold persists as the remains of the true mesentery is a substituted mesentery. The true serous fold of that process is represented by the nonvascular plica that runs from the surface of the ileum to the substituted mesentery of the appendix.“

[2]) Tuffier, M., Etude sur le caecum et ses hernies. Arch. gén. de méd. Vol. 159. 1887. Vol. I. S. 650: „Il n'en est pas de même de la paroi antérieure“ — dese Rcessus ileo-caecalis inf. — „qui ne contient pas de vaisseaux.“

und arteriellen Injektionen (S. 649) an: In drei Fällen verlief das Gefäss in dem freien Rand der Plica ileo-caecalis inf. Auch Pérignon[1]) kann sich — ganz abgesehen von der Frage nach der Genese der Falte — nicht von dem absoluten Fehlen der Gefässe in dem „repli iléo-appendiculaire" überzeugen und nennt Treves' Bezeichnung „bloodless fold" unpassend: Gefässe sind jedenfalls da und zwar aus drei Quellen: aus den Artt. ileo-caecales ant. und post. und aus der Art. appendicularis. Ja wir brauchen gar nicht soweit zu gehen; bloss die Betrachtung der Skizzen von Treves können uns von der unsachgemässen Benennung „bloodless fold" überzeugen. Mag es danach wohl feststehen, dass die Plica ileo-caecalis inf. auch nach Treves' Ansicht nicht völlig frei von Blutleitern des Kalibers kleinerer Arterien und Venen erscheint, es ändert diese Tatsache durchaus nichts an der Auffassung des englischen Forschers über die Genese dieser Bauchfellduplikatur. Nicht ein Gefässast irgendwelcher Art hat nach Treves die Entwickelung der Plica ileo-caecalis inf. begünstigt. Nein, es stellt die Peritonealfalte das gefässarme, besser gesagt das gefässarm gewordene[2]) primitive Mesenteriolum dar, und das eigentliche, beim Menschen in Funktion sich befindende Mesenteriolum ist eine sekundär entwickelte Bildung. Befunde besonders beim Känguruh sind für Treves massgebend bei seiner Darstellung. Lockwood und Rolleston[3]), welchen wir sehr präzise Untersuchungen über die

---

[1]) Pérignon, L., l. c., S. 111: „Nous critiquons comme impropre la dénomination d'invasculaire, car, pour grêles qu'ils sont, les vaisseaux de ce pli" — gemeint ist die Plica ileo-caecalis inf. — „n'en existent pas moins."

[2]) Ob Treves dies letztere überhaupt annahm, erscheint mit bei näherer Untersuchung des Textes nicht sehr bestimmt, besser gesagt äusserst zweifelhaft. Man hat im Gegenteil den Eindruck, Treves gebrauche die Bezeichnung „true mesentery" einfach als synonym mit Bauchfellduplikatur, welche nie besondere Gefässe führte, gleichsam als Haltefalte oder Halteband.

[3]) Lockwood and Rolleston, l. c., S. 139.

Bauchfellduplikaturen in der Ileo-caecal-Gegend verdanken, haben ihren Ausführungen denselben Grundgedanken beigelegt, immerhin aber mit der Einräumung, dass kleine Gefässe in der Plica ileo-caecalis inf. verlaufen und zwar aus 3 Quellen, der Artt. ileo-caecales ant. und post. und dem Ramus appendicularis (vgl. oben Pérignon). Es soll aber hier die Bemerkung nicht vorenthalten werden, dass diese Auffassung der Plica ileo-caecalis inf. als primitive Bildung und des Mesenteriolum als nachträgliche Formation schon früher ihre Vertreter fand, und zwar auf Grund ganz anderer Untersuchungen, nämlich rein embryologischer Natur. Es konnte nämlich Tarenetzky[1]) in seinen systematischen Untersuchungen des Darmkanals von der jüngsten fetalen Zeit bis nach der Geburt das Auftreten der Bauchfellfalte bereits bei Embryonen von 2,2 bzw. 2,4 cm Scheitel-Steiss-Länge nachweisen. Er fasst dieselbe nicht als eine reine Peritonealduplikatur auf, sondern entsprechend der Annahme von Toldt werden glatte Muskelzellen in derselben angenommen. Erst später bei 3,3 cm Sch.-Steisslänge tritt die neue Falte, das Mesenteriolum auf, welches die Hauptgefässe enthält[2]).

Wie nun Broesike Luschkas, Hartmanns und Toldts Auffassung mit eigener Vorstellung über Gefässwirkung als Bildungsfaktor bei der Plica ileo-caecalis inf. umgestaltete, so sehen wir bei dem französischen Autor Jonnesco und dessen Kollegen Juvara, abgesehen davon, dass Treves' Theorie vollständig verlassen wird (— was im Grunde genommen nicht so ohne weiteres der Fall ist —), gleichfalls muskulöse und

[1]) Tarenetzky, A., l. c., S. 3.

[2]) Tarenetzky, A., l. c., S. 4: „Die Spitze des Wurmfortsatzes ist vollkommen frei, an seine Basis und Mittelstück setzt sich eine scharf ausgesprochene Peritonealfalte an, welche aus der dem Anfangsteile des Colon zunächst liegenden vorderen rechten Platte des Mesenterium commune hervortritt. Diese Falte ist eine neue und stellt das Mesenteriolum des Processus vermicularis vor, indem sie die Hauptgefässe desselben enthält."

vaskuläre Einflüsse bei der Darlegung der Genese der Falte hervorgehoben. Jonnesco und Juvara sind der Meinung, dass die Plica ileo-caecalis inf. teilweise eine von glatten Muskeln bedingte Bildung ist, besonders aber eine vaskuläre Falte darstellt, und dass sie zugleich mit der Mesenterico-caecal-Falte (Plica ileo-caecalis sup.) und dem Meso-appendix (Mesenteriolum) dem primitiven Mesenterium des Cäcumapparates entspricht[1]). Diese Auffassung Jonnescos und Juvaras ist danach einer Verbindung der muskulären, vaskulären und Mesenterium-Theorien entsprungen, und kann gleichsam als Kompromisstheorie bezeichnet werden. Insofern ist aber diese Arbeit von besonderer Bedeutung, als sie für die heutige Auffassung, für den heutigen Stand sozusagen die massgebende Unterlage ist; durch zahlreiche Figuren illustriert und in kritischer Form gegenüber den sonst vorliegenden Untersuchungen gehalten, beansprucht sie selbstverständlich jede Beachtung. Doch will es mir scheinen, dass die eigene Forschung der beiden Autoren nicht vollkommen hinreichend ist, um den Sachverhalt endgültig aufzuklären. Sie beschränken sich auf Investigationen beim Erwachsenen, und die definitiven Resultate sind mehr als einfache elektive, nicht immer einwandfreie Deduktionen, denn als positive selbständige Errungenschaften zu deuten.

Ohne weiteres wird man zugestehen müssen, dass dies Untersuchungsverfahren, abgesehen von der engen Umgrenzung, auf nicht unbedenkliche Schwierigkeiten stossen muss. Beim Erwachsenen müssen ja ohne weiteres die zahlreichen sekun-

---

[1]) Jonnesco et Juvara, l. c., S. 370: „La conclusion naturelle des faits que je viens d'exposer est la suivante: Les trois replis séreux tendus entre le mésentère iléal, l'iléon, le caecum et son appendice étant des replis vasculaires, tous les trois reconnaissent la même origine et représentent ensemble le mésentère primitif de l'appareil caecal (caecum et appendice). Donc le mésentère caeco-appendiculaire est représenté par le repli mésentérico-caecal, le repli iléo-appendiculaire et par le méso-appendice (ou repli mésentérico-appendiculaire)."

dären Veränderungen erschwerend einwirken, welche das an sich in regressiver Metamorphose vorliegende, in Frage stehende Darmstück, der Processus vermiformis, auf die mit ihm in Zusammenhang stehende Peritoneal- und Gefässverbindung bedingt. Beim Fetus und zwar besonders in frühester Entwickelung kommen die Einflüsse der gewaltig ausgewachsenen Nachbarorgane, speziell der Leber, jedenfalls sekundär modifizierend in Betracht: mindestens was das Zeitliche und dann auch die Art des Auftretens der Falten angeht[1]). Sicherlich können die auf diesem Wege der Untersuchung gewonnenen Daten immer wieder der Controverse ausgesetzt sein[2]). Weniger scheint trotz allem Tarenetzkys Forschung darunter gelitten zu haben. Um so bedeutsamer ist dagegen Pérignons[3]) Bekenntnis. Schon bei einem Embryo von 8 cm Länge sind die drei Falten (die Plicae ileo-caec. sup. und inf., weiterhin das Mesenteriolum) gut ausgebildet, so dass es mehr die deduktive Kritik ist, welche den Entstehungsmodus angibt, als die direkte

[1]) Und es mag wohl die Ungleichheit im zeitlichen Auftreten zwischen den einzelnen Plicae ileo-caecales und dem Mesenteriolum der Theorie von Toldt sehr zum Nachteil geworden sein. Toldt selbst fasst ja die erste Entstehung der Plica ileo-caecalis inf. als Folge von Abhebung des Peritonealüberzuges an der Stelle der Einmündung des Caecum in den Dickdarm, welche aber erst sichtbar wird, nachdem die Gefässfalten schon bestehen. L. c., S. 33. — Siehe auch diese Arbeit S. 9.

[2]) So sagt denn auch Treves, l. c., S. 529, über die rein embryologischen Feststellungen bezüglich der Plica ileo-caecalis: „An examination of embryos that displayed the earlier stages of the development of the intestine afforded no certain clue as to the nature and origin of this singular membrane.“

[3]) Pérignon, L., l. c., S. 110: „Il“ — gemeint ist die Entwickelung der Falten und Gruben in der Gegend des Cäcums — „est en rapport avec l'évolution du caecum et de l'appendice; aussi observe-t-on de très bonne heure, à l'aide de la loupe, d'une façon très nette, quoique rudimentaire les détails péricaecaux. Les trois replis et les deux fossettes sont déjà nettement indiqués. Aussi est-ce plutôt par le raisonnement que par l'observation directe qu'on peut s'expliquer la façon dont ils se forment. Ainsi sur des embryons de 7 cent., c'est-à-dire correspondant à la fin du 3e mois, nous avons vu assez facilement le repli iléo-caecal et le méso-appendice. A cause de sa ténuité, le repli iléo-appendiculaire n'est visible qu'un peu plus tard; nous l'avons vu sur un embryon de 8 cent. Toldt dit qu'il a vu les deux fossettes caecales dès le 4e mois.“

Beobachtung. Meiner Ansicht nach hat jedenfalls der andere Weg der Untersuchung, nämlich auf vergleichend-anatomischer Basis, viel mehr Aussicht auf sichere Resultate. Die bessere Ausbildung des Cäcum, die weniger rudimentäre Gestaltungsart des Processus vermiformis wird uns hier sicherlich auch eine leichter zu übersehende Entwickelung der in der Nachbarschaft vorliegenden Peritonealfalten gestatten[1]).

So will ich denn im folgenden darüber berichten, inwieweit meine in diesem Sinne gemachten Untersuchungen zum Ziele führten, und ich werde, um klare Einsicht zu erstreben, meine Beschreibung an der Hand zahlreicher Abbildungen geben. Gleich will ich aber bemerken, dass wenn ich oben davon sprach, dass eine gute, nicht rudimentäre Entwickelung des Wurmfortsatzes bzw. des Cäcum uns der Lösung des Problems näher brachte, die Betrachtung der Formen mit übergrossem Blinddarm uns dagegen eher vom richtigen Wege hätte abführen können. Durch angepasste, sekundär erworbene Verwachsung ist auch hier die primitive Gestaltungsart dermassen verändert, dass sich der Ausgangspunkt keineswegs da finden kann. So habe ich denn die ausgesprochenen Herbivoren auch unter den Rodentiern ganz ausser acht gelassen. Im übrigen umfassen meine Nachforschungen die vom Standpunkt der menschlichen Anatomie wichtigsten Gattungen der Mammalien, soweit ich Material sammeln konnte. Ich gebe zunächst systematisch meine Befunde, welche in Überblick und Zusammenfassung am Schlusse in Kürze dargelegt sind.

B. Einzeldarstellung.

Als Material stand mir zu der vorliegenden Untersuchung zu Gebote:

[1]) Man vgl. hierzu die Arbeit von K. Kostanecki, Zur vergleichenden Morphologie des Blinddarmes unter Berücksichtigung seines Verhältnisses zum Bauchfell. I. Teil. Anat. Hefte. Arbeiten aus Anat. Instit. 48. Bd. 1913.

1. Monotremen: Ornithorhynchus paradoxus (2 Exemplare, Erwachsene).

2. Marsupialier: Didelphys virginiana (2 Exemplare, Erwachsene).

3. Edentaten: Dasypus villosus (1 Exemplar, Erwachsener); Tatusia novemcincta (2 Exemplare, ausgetragene Feten).

4. Chiropteren: Pteropus medius (1 Exemplar, Erwachsener).

5. Insectivoren: Erinaceus europaeus (3 Exemplare, Erwachsene); Erinaceus deserti (2 Exemplare, Erwachsene).

6. Rodentier: Sciurus vulgaris (1 Exemplar, Erwachsener).

7. Carnivoren: Canis familiaris (10 Exemplare, 2 Erwachsene, 8 Neugeborene); Felis domestica (6 Exemplare, 2 Erwachsene, 3 Neugeborene, 1 vier Wochen alt).

8. Prosimier: Perodicticus potto (1 Exempl., Erwachsener); Nycticebus tardigradus (1 Exemplar, Erwachsener); Galago Garnetti (1 Exemplar, Erwachsener); Lemur mongoz (3 Exemplare, Erwachsene); Tarsius (1 Exemplar, Erwachsener).

9. Arctopitheci: Hapale jacchus (1 Exemplar, Erwachsener).

10. Katarrhinen: Macacus cynomolgus (4 Exemplare, Feten verschiedener Grösse); Semnopithecus ursinus (1 Exemplar, Fetus); Pithecus inuus (2 Exemplare, Feten); Cercopithecus mona [Mona mona] (1 Exemplar, ausgewachsen); Cynocephalus leucophaeus [Mormon leucophaeus] (1 Exempl., ausgewachsen).

11. Platyrrhinen: Ateles Geoff. (1 Exempl., ausgewachsen); Cebus capucinus (1 Exemplar, ausgewachsen).

12. Hylobatiden: Hylobates ? (3 Exemplare, Feten verschiedener Grösse); Hylobates concolor (1 Exemplar, Fetus); Hylobates agilis (1 Exemplar, jugendliches Individuum).

13. Anthropoiden: Orang (1 Exemplar, jugendliches Indi-

viduum); Chimpanse (1 Exemplar, ausgewachsen)[1]. — Von Gorilla konnte ich kein Präparationsmaterial haben.

14. Mensch: 50 Bauchorganepräparate vom Erwachsenen, z. T. in situ; 7 Bauchorganepräparate von Neugeborenen, sämtlich in situ; 18 menschliche Feten (der verschiedensten Stadien von einer Grösse von 10 cm [Glabella-Steiss] aufwärts).

Sämtliches Material war gut erhalten; durchgehend war es in Spiritus konserviert; bloss die Präparate vom erwachsenen Menschen waren zum Teil frisch.

1. Monotremen.

Material: Ornithorhynchus paradoxus (2 Exemplare, Erwachsene).

Ornithorhynchus paradoxus (Textfigg. 1—3).

Verhältnismässig sehr einfach geartet findet sich die Gestaltung der Peritonealverbindungen des Cäcum bei Ornithorhynchus paradoxus. Es scheinen in hohem Grade primitive Verhältnisse vorzuliegen. Der proximale Teil des Colon ist vollkommen frei von jeder Verwachsung mit der Serosa der dorsalen Bauchwand: Wie das Ileum, so ist auch das Colon ascendens mit einem weiten Meso versehen.

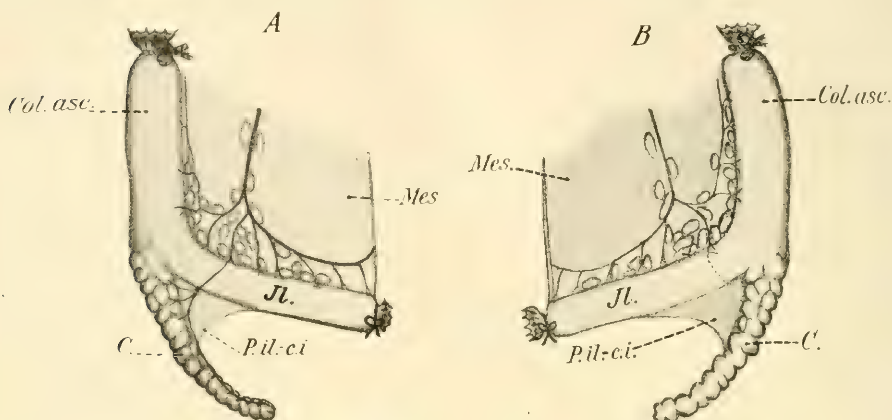
Das Cäcum, welches, 29 mm lang[2], als ein nach dem stumpfen Ende leicht und ganz allmählich konisch auslaufendes, mit zahlreichen halbkugeligen oder weniger regelmässig ge-

---

[1]) Die beiden Exemplare von Orang und Chimpanse wurden mir in bereitwilligster Weise von dem Vorstand des Königl. Museums in Berlin zur Verfügung gestellt. Ich möchte es nicht verfehlen, auch bei dieser Gelegenheit den Herren Prof. Brauer und Matschi meinen Dank hierfür auszusprechen.

[2]) Fast sämtliche Autoren heben die geringe Entwickelung des Cäcum bei Ornithorhynchus paradoxus hervor. Man vergleiche insbesondere Home, Cuvier, Beddard: Home, E., A description of the anatomy of the ornithorhynchus paradoxus. Philos. transact. of the Roy. Soc. of London. 1802. P. I. S. 75—76: „The origin of the colon is only to be distinguished by a small lateral appendage, $1^1/_2$ inch long, and $^1/_4$ of an inch in diameter, going of from the side of the intestine, which is not altered in its size at this part. This process corresponds to the caecum: it is unlike the caecum in quadrupeds, but resembles that in birds, only is much smaller, and in general they have two.“ Cuvier, G.,

formten Vorbuchtungen versehenes Hohlgebilde [1]) erscheint (vgl. Figg. 1 u. 2) — man vergleiche dazu das „loculated coecum"



Figg. 1 und 2. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Ornithorhynchus paradoxus (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Le règne animal. 1817. T. I. S. 227: „Le coecum est petit." Beddard, Fr. E., On some points in the visceral anatomy of ornithorhynchus, Proceedings of the gen. meet. of the Zool. Soc. of London. 1894. S. 717: „The slender caecum is about on inch long and is about 11 inches from the cloaca."

Ähnliches gilt übrigens auch für Ornithorhynchus hystrix nach Home und für Echidna nach Cuvier: Home, E., Description of the anatomy of the ornithorhynchus hystrix. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. 1802. P. I. S. 353: „The course of the intestines, and the form of the caecum, are the same as in the paradoxus; the caecum is shorter, being only half an inch long." Cuvier, G., l. c., S. 226: „leur coecum est médiocre".

[1]) Wenn wir der Beschreibung Meckels folgen, so hätten wir allerdings diese Vorwölbungen nicht als ständige Bildungen anzusehen. Er bestreitet ihr Vorkommen — Home dagegen erwähnt dieselben mit Nachdruck und bildet sie ab, wie aus der Fig. 3 dieser Arbeit zu entnehmen ist. Meckel, J. Fr., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica, 1826. S. 46: „Coecum loco mesenterio opposito foramine unius cum dimidia lineae e crasso prodit. Cellulas, Homio in coeco descriptas et depictas, equidem neque in coeco collapso,

nach Home (Fig. 3)[1] —, ist durch eine einzige Peritonealfalte mit dem Ileum in Verbindung gebracht. Von dem freien Rande dieses letzteren, gegenüber dem Mesenteriumansatz, geht auf eine Ausdehnung von 13 mm von der Einmündungsstelle in den Dickdarm eine Bauchfellduplikatur nach dem oberen medialen Rand des Blinddarms ab. Hier ist der Ansatz etwas



Fig. 3. Kopie aus E. Home, An description of the anatomy of the Ornitho rhynchus paradoxus. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. 1802 P. I. Pl. III. Fig. 3. The loculated caecum, with a portion of the ileum and colon. $^4/_5$ Naturgrösse.

schmäler, 9 mm, von dem Scheitelpunkt des Ileo-caecal-Winkels ab gerechnet. Insofern nun, als dieser Winkel relativ

neque fortissime inflato, neque in aperto invenire potui. Facies interna et externa fere laevis est; quum autem, re propius perspecta, eminentiae nonnullae internae adsint singulares, ubi coecum inflatum exsiccatur, propter distensionem interstitiorum, quippe tenuiorum, majorum, cellularum quaedam species nasci potest. Neque Cuvierium harum cellularum mentionem injecisse invenio." — Auch bei Ornithorhynchus anatinus ist das höckerige Aussehen des Cäcum übrigens nachweisbar. Man vgl. dazu die Fig. 299 bei A. Oppel, Lehrb. der vergl. mikrosk. Anat. 1897. Bd. II. S. 564.

[1]) Home, E., l. c., S. 76: „The cavity of the small caecum is very cellular, at is shown in Plate II. Fig. 3."

spitz ist und sich das Cäcum noch dazu leicht gegen den Dünndarm mit dem freien Ende einbiegt, erscheint die seröse Falte relativ gering in der Gesamtentwickelung.

Nach ihrer Lagerung und ihrem Zusammenhang kommt ihr die Bezeichnung Plica ileo-caecalis inf. zu[1]). Mit dem Mesenterium hat sie keine nähere Beziehung: Sie löst sich ja, wie gesagt, von dem dem Mesenteriumansatz gegenüberliegenden freien Rand des Ileum ab und erreicht den Peritonealüberzug des Cäcum in einer Linie, welche dem unteren Dünndarmende am nächsten liegt. Es hebt sich gleichsam die seröse Hülle des Ileum in der Zone gegenüber dem Mesenteriumansatz von dem Darm auf eine 13 mm lange Strecke ab, zieht an das Cäcum, umschliesst dasselbe und geht dabei unmittelbar in den Peritonealüberzug des Colon distalwärts über. Man hat in anderen Worten den Eindruck, dass durch das Wachstum des Blinddarmes von dem Ileo-caecal-Winkel aus die Serosa auch an dem Ileum gegenüber von dem Mesenteriumansatz abgehoben wird und zu einer Falte sich ausziehen lässt, zu der Plica ileo-caecalis inf., wie so oft in der Literatur angegeben (Toldt).

Interessant ist dabei der Weg, welchen die Ernährungsgefässe für das Cäcum einschlagen. Die Arterie, welche dabei in Frage kommt, stammt von der Art. ileo-colica[2]). In dem

---

[1]) Neuerdings schlägt K. Kostanecki die Bezeichnung Vinculum ileo-caecale vor, welche er bei den Trägern eines Wurmfortsatzes in Vinculum ileo-caeco-appendiculare erweitert. Wir werden im Laufe der Untersuchung und bei dem Überblick darauf zurückkommen. In der Bezeichnung liegt jedenfalls von vornherein ein wichtiger Hinweis auf die morphologische Deutung der Bauchfellfalte. Zur vergleichenden Morphologie des Blinddarmes unter Berücksichtigung seines Verhältnisses zum Bauchfell. I. Teil. Anat. Hefte. Arbeit. aus Anat. Instit. 48. Bd. 1913. S. 313.

[2]) Nach Hyrtl ist es der erste zum Colon gehende Ast der Hauptarterie des Mesenterium, welcher „einen erheblichen Zweig am freien Rande des kurzen Cöcum“ abgibt. Beiträge zur vergleichenden Angiologie. IV. Das arterielle System der Monotremen. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wissenschaft. Wien. Math.-Naturwissenschaftl. Klasse. 5. Bd. 1853. S. 15.

Winkelgebiet zwischen Colon und Ileum innerhalb des Mesenterium herangekommen, gibt dieselbe für den einen wie für den anderen Darmteil einen stärkeren Ast ab, welcher jeweilig untergeordnete Zweige entstehen lässt. Eine dritte arterielle Verzweigung von nicht sehr bedeutendem Kaliber entstammt von der Art. ileo-colica, in unserem Falle durch Vermittlung des für das Ileum bestimmten Hauptgefässes. Sie verläuft über die ventrale Seite des Dünndarmendes, eine gewisse Strecke (ca. 1 cm) von der Einmündung in das Colon entfernt, und gelangt als Art. ileo-caecalis ant. in die Plica ileo-caecalis inf. Von hier versorgt sie mit einigen Ästchen, welche zum Teil etwas rückläufig wandern, die Cäcum-Basis, während das Stämmchen selbst nach dem stumpfen Ende desselben hinzieht. Von vornherein ist das Gefäss dicht der Darmwand angelagert; unbekümmert um den freien Rand der Plica ileo-caecalis. Die Annäherung an das Cäcum ist eine unmittelbare nach dem blinden Ende zu, sobald die Faltenbildung überschritten ist: Keine Abhebung des Serosa-Überzuges kennzeichnet äusserlich den Gang des Gefässes, welches nichtsdestoweniger bis zum extremsten Punkte des Cäcum verfolgbar ist. Genau so verhält sich auch die Art. ileo-caecalis ant. bei ihrem Verlauf über die vordere Wand des Ileum. Jedenfalls ist hier von keiner Faltenbildung die Rede, welche einer Plica ileo-caecalis sup. gleichkäme; wenn auch der Verlauf des Gefässes mit einer gewissen Bestimmtheit die Stelle der Bauchfellerhebung lokalisiert.

Auf der dorsalen Seite des Blinddarmes bzw. des Ileum liegen die Verhältnisse noch einfacher. Es findet sich nämlich hier überhaupt kein Gefäss vor, welches mit den Mesenterium-Blutleitern nach dem Cäcum zöge. Dementsprechend hebt sich das Peritoneum nirgends ab von der hinteren Wand des Dünndarmendes bzw. von der dorsalen Seite des Mesenterium. Es liegt nicht die geringste Andeutung davon vor. Von der

Hinterfläche der Ileo-caecal-Verbindung erkennen wir bloss die vollständig glatt ausgespannte Plica ileo-caecalis inf.

Unter diesen Umständen ist denn auch in keiner Weise die Rede von Recessusbildungen in der Gegend der Ileo-caecal-Verbindung.

2. Marsupialier.

Material: Didelphys virginiana (2 Exemplare, Erwachsene).

Didelphys virginiana (Textfigg. 4—7).

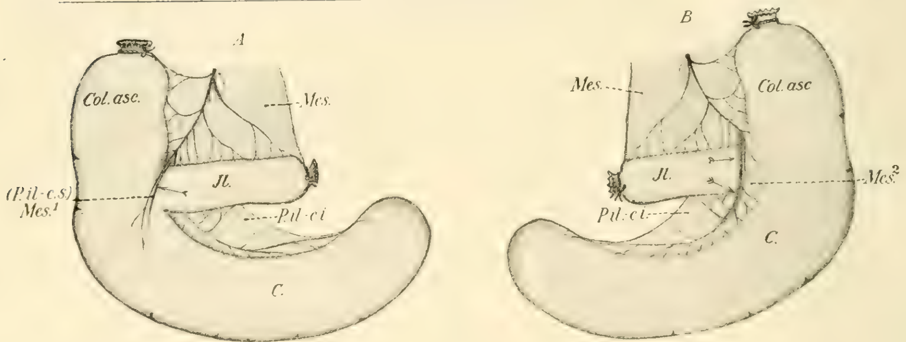
Bei Didelphys virginiana liegen viel kompliziertere Verhältnisse vor als beim Schnabeltier. Da ist der Zusammenhang zwischen Ileum und Cäcum nicht durch eine einzige Peritonealfalte vermittelt; im Gegenteil, es liegen Zustände vor, die auf eine weitgehende Organisation, besser gesagt Ausgestaltung des Blinddarms, schliessen lassen.

Zunächst entwickelt der Darmteil ein viel umfangreicheres Volumen. Er erscheint als ein ganz mächtiges Gebilde: 102 mm lang[1]), besitzt er in ganzer Ausdehnung ein geradezu ebenso weites Lumen, 23 mm, wie der proximale Abschnitt des Colon. Nach dem Ileum zu ist er concav ausgebogen und an ihm festgehalten vermittelst einer weiten peritonealen Falte. Diese löst sich von dem freien Rande des Ileum gegenüber dem

[1]) Nach E. Muthmann, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blinddarmes und der lymphoiden Organe des Darmkanals bei Säugetieren und Vögeln. Anat. Hefte. 1 Abt. 1913. 48. Bd. S. 69 beträgt die Länge des Cäcum 0,06 m bei Didelphys paraguayensis, es ist „leicht nach dem Ileum gekrümmt, Ende rundlich, Wand glatt". Bei Macropus leporoides „Cäcum 0,07 m, Ende fast gerade, Wand glatt". — Von Petrogale xanthopus berichtet Parson: „The Coecum is 6 inches long, and is not sacculated as Owen describes it in the Great Kangoroo; its caliber is greater than that of the rest of the colon.; the ileum joins it at an acute angle, and the two portions of gut are connected by a fold of peritoneum which reaches almost to the extremity of the caecum." On the anatomy of Petrogale xanthopus compared with that of other Kangoroos. Proc. of the Zool. Soc. of London. S. 713/14. Nach Ricketts: „The Kangoroo has a large cecum without an appendix" (im Gegensatz zum Wombat). The appendix vermiformis and cecum, a comparative study. Journ. of the Americ. Med. Assoc. Vol. 36. 1901. S. 1537.

Mesenteriumansatz ab in einer Länge von 21 mm von der Einmündungsstelle desselben in den Dickdarm. Sie geht in den Bauchfellüberzug des Cäcum an dem concaven Rande über, und zwar in ganzer Länge. Nur das äusserste, 16 mm lange Ende des Blinddarmes erscheint ringsum glatt. Die Peritonealfalte hat im ganzen eine ausgesprochene Sichelform, was im starken Füllungszustande des Cäcum besonders zum Ausdruck kommt (vgl. Figg. 4 u. 5). Dann wird der nach links gerichtete concave Rand der serösen Plica ausserordentlich klar. Ganz Ähnliches ist aus den Abbildungen von Treves bezüglich des Känguruh erkennbar (vgl. Figg. 6—7).

Man sollte nach der gegebenen Darstellung meinen, dass unmittelbar die Berechtigung vorliege, die beschriebene Falte mit der erwähnten Bildung bei Ornithorhynchus par. zu homologisieren. Nicht Grösse der Entfaltung, die bei Didelphys virg. eine viel erheblichere ist, dürfte da als Hinderungsgrund von ausschlaggebender Bedeutung sein, ist doch auch das Cäcum von weit grösserem Volumen. Einem Umstande möchte man dagegen weit mehr Bedeutung zumessen: der Anwesenheit deutlicher Gefässe in der Falte bei dem Beutler, insbesondere wenn wir uns der eingangs dargetanen Kontroverse über die Bedeutung der Gefässe für das Zustandekommen der Plicae peritonei erinnern. Doch will ich gleich an dieser Stelle hervorheben, dass die Anwesenheit von Gefässen in der beschriebenen Falte kein ausschlaggebendes Moment sein kann zur Aufstellung von grundlegenden Differenzen in der Homologisierung; wenn wir dies auch bei Didelphys virg. nicht objektiv beweisen können, es werden später Species zur Darstellung kommen, die dies ohne weiteres dartun werden. Für Didelphys virg. können wir vorderhand feststellen, dass im Gegensatz zu dem Verhalten bei Ornithorhynchus par. die Gefässverteilung nach dem Cäcum eine viel umfangreichere ist, jedenfalls entsprechend der grösseren Funktionstätigkeit des Organs. Und zwar ist es

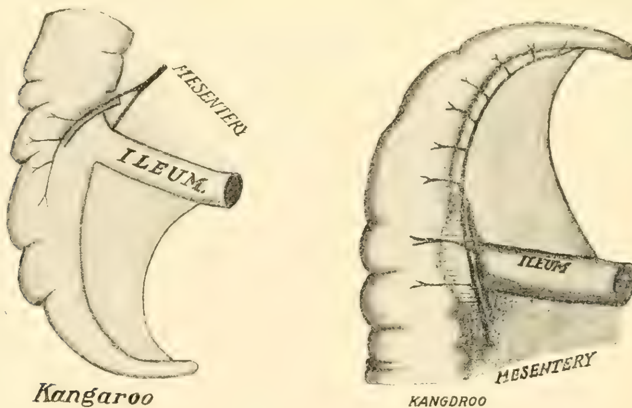


Figg. 4 u. 5. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Didelphys virginiana (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_2$ Naturgrösse.

A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.);
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Die Pfeile → zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.



Figg. 6 und 7. Kopien aus Fr. Treves, Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. Lect. III. Fig. 14 b und Fig. 14 c. The Brithis med. Journ. 1885. Vol. I. S. 527. $^1/_1$ Originalgrösse.

nicht allein eine Art. ileo-caecalis ant., die dabei in Frage kommt. Dieselbe ist allerdings deutlich nachweisbar, und verläuft in einer Plica ileo-caecalis sup. schräg über die Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm herab, doch ihr Ausbreitungsbezirk ist nur auf der Vorderseite des proximalsten Teiles des Blinddarmes beschränkt. (Vgl. auch Fig. 6: Verhältnisse beim Känguruh nach Treves.)

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle gleich eine Bemerkung anzuschliessen bezüglich der Nomenclatur. Wenn auch keineswegs irgendwie äusserer Anlass vorliegt, die Bezeichnung Plica ileo-caecalis sup. zu ändern, welche ja die Lagerung der Falte in sehr typischer Weise wiedergibt, so scheint mir doch ein wesentlich innerer Grund vorhanden zu sein, nach welchem die Einführung der Benennung Mesenteriolum anterius bedeutend praktischer wäre [Broesike[1])]. Kostanecki[2]) gebraucht in neuerer Zeit die Bezeichnung: Plica vasculosa mesenterico-caecalis dextra und reserviert den gleichen Namen mit dem Attribut sinistra für das Mesenteriolum. Wenn auch diese Nomenclatur gar vieles für sich hat, besonders von dem entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus, so erscheint sie mir etwas zu ausgedehnt und berücksichtigt den althergebrachten Namen Mesenteriolum zu wenig. Es wird sich im Laufe der Darstellung erweisen, inwieweit die in Frage stehende Falte, das Mesenteriolum ant. Hand in Hand mit den in ihr gelegenen Gefässen, den Vasa ileo-caecal. ant., grossem Wechsel unterlegen ist und bald umfangreicher sein kann als das eigentliche dorsal von dem Cäcum gelegene, auf gleicher Entstehungsbasis sich gründende Mesenteriolum, welchem entsprechend der Lagerung der Zusatz posterius beizufügen wäre. So ist, wie wir eben gesehen, bei Ornithorhynchus par. eine hintere

---

[1]) Broesike, G., Über intraabdominale (retroperitoneale) Hernien und Bauchfelltaschen. 1891. S. 59.

[2]) Kostanecki, K., l. c., S. 314.

Gefässfalte nicht vorhanden. Das Mesenteriolum posterius fehlt. Die Gefässversorgung des Blinddarmes geschieht ausschliesslich von der vorderen Seite des Ileum her. Eine besondere Plica, ein Mesenteriolum ant. ist allerdings nicht speziell entwickelt, sie ist bloss angedeutet. Die Verbindung des Cäcum mit dem Ileum bildet die dritte Falte, die Plica ileo-caecalis inferior, an welcher Bezeichnung meines Erachtens nichts zu modifizieren wäre, insofern als auch gleich die Lokalisation gut charakterisiert ist.

Zurückkehrend zu den Verhältnissen bei Didelphys virg. sehen wir, dass bei weitem die grösste Blutzufuhr von einer Art. ileo-caecalis post. vermittelt wird, welche geradezu den Stamm der Art. ileo-colica über die Hinterseite des Ileum nach dem Blinddarm zu weiterleitet. Das Bauchfell deutlich abhebend, entsprechend der Stärke des Kalibers, weit mehr als es auf der ventralen Seite geschieht, gelangt die Art. ileocaecalis post. in den Bereich der Plica ileo-caecalis inf. (vgl. Fig. 5) und legt sich derselben schliesslich an. So verkleben Mesenteriolum post. und Plica ileo-caecalis inf. etwa 1 cm unterhalb von dem freien Rande des Dünndarmes miteinander (siehe auch Fig. 7: Känguruh). Von dieser Stelle ab verläuft die Art. ileo-caecalis post. ohne weiteres in der hinteren Wand der Plica ileo-caecalis inf.: parallel zu dem oberen concaven Rand des Blinddarms, einige Millimeter von ihm entfernt; also nicht im freien Rand der genannten serösen Falte. Erst nach dem stumpfen Ende des Cäcum findet in diesem Sinne eine Annäherung statt; nach dem Aufhören der Plica ileo-caecalis inf. liegt das arterielle Gefäss unmittelbar der Darmwand an, ohne das Peritoneum abzuheben. Sehr zahlreiche Zweige gehen nach der Darmwand ab, in geradezu regelmässigen kurzen Abständen. Einzelne Seitenäste, in dem abgebildeten Falle zwei, erreichen, rückwärts verlaufend und der unteren Seite der Plica ileo-caecalis inf. angelagert das Ileum

gegenüber dem Mesenteriumansatz. Ein weiterer, etwas ansehnlicher arterieller Zweig verliert sich in der genannten Falte selbst, jedenfalls zur Vermittelung der Ernährung dieser weit ausgespannten Bauchfellduplikatur. Treves bildet demgegenüber keine bedeutsameren rückläufigen Gefässe in der Plica ileo-caecalis inf. beim Känguruh ab (welche Form ja der Ausgangspunkt für seine Theorie über die Genese dieser Falte bildet).

Die durch das weite Vorspringen der Plica ileo-caecalis inf. und des Mesenteriolum post. bedingte Vertiefung, der Recessus ileo-caecalis post.[1] (inf.), ist sehr gut charakterisiert. Beginnend am oberen Rand des Ileum zieht er sich eine Strecke weit nach unten von dem unteren Rand desselben herab. Die hintere Wand bildet das Mesenteriolum post., die vordere dagegen, von oben nach unten gehend, das Mesenterium, die hintere Seite des Ileumendes und die Plica ileocaecalis inferior. Der Recessus ist scharf umrandet sowohl oben an der Stelle der Ablösung des Mesenteriolum post. von dem Mesenterium, wie unten am Orte der Verklebung des Mesenteriolum post. mit der Plica ileo-caecalis inf. Den Grund bildet die mediale hintere Randzone des Cäcum- und Colonanfanges. Der Eingang in den Recessus ileo-caecalis post. schaut nach links und etwas nach oben. Hervorzuheben ist, dass in Anbetracht dessen, dass die vordere Wand eine viel weitere Entfaltung hat, d. h. sich weiter nach links ausdehnt als die hintere, der Eingang in den Recessus selbst in keiner Weise von der ventralen Seite der Plica ileo-caecalis inf., d. h. bei einfacher Eröffnung der Leibeshöhle erkennbar ist. Erst beim Aufheben des Blinddarmes, bei der Betrachtung von der Rückenseite ist die Serosa-Vertiefung zu überblicken.

---

[1]) Seiner Lagerung nach verdient er diese Bezeichnung voll und ganz, indem er nicht weiter caudalwärts gelagert ist als die andere Bauchfellvertiefung, welcher der Name Recessus ileo-caecalis ant. von rechtswegen zukommt.

Sehr geringe Ausbildung zeigt dagegen der Recessus ileocaecalis ant.[1]) (sup.) entsprechend dem geringen Vorspringen des Mesenteriolum ant. Seine Öffnung ist caudalwärts und nach links gerichtet. Es handelt sich eigentlich bloss um eine Rinne, deren vordere Wand von dem Mesenteriolum ant. dargestellt ist, die hintere dagegen von dem Mesenterium unterhalb der Ablösungsstelle des letzteren, weiterhin von der vorderen Wand des Ileum und des Cäcum gebildet wird. Distalwärts läuft diese Rinne auf die ventrale Seite des Blinddarmes aus.

3. Edentaten.

Material: Dasypus villosus (1 Exemplar, Erwachsener); Tatusia novemcincta (2 Exemplare, ausgetragene Feten).

An dem Exemplar von Dasypus villosus waren von den beiden Cäca, welche vielfach für die Edentaten in der Literatur beschrieben werden[2]), nur Andeutungen vorhanden. Nach Aufblähung der Darmteile erkennt man an dem Colon beiderseits von der Einmündung des Ileum eine nur wenig prominente breitbasige Vortreibung, so dass man den Eindruck hat, es handle sich dabei bloss um besonders lokalisierte Haustra[3]). Besondere Peritoneumfalten sind jedenfalls nicht abgehoben; überall auch an der Einmündungsstelle des Ileum ist die Serosa

[1]) Genau wie bei dem dorsal gelegenen Recessus die Bezeichnung R. ileocaecalis post. die richtigste zu sein scheint, ist für diese Bauchfellvertiefung das Attribut anterior das richtigste. Beide finden sich ja in gleicher Höhe, nur durch das Ileum und die Plica-ileo-caecalis inf. voneinander geschieden.

[2]) Vgl. J. Hyrtl, Chlamydophori truncati cum Dasypode Gymnuro comparatum examen anatomicum. Denkschrift der K. Akad. d. Wissensch. Bd. X. 1855. S. 47; ferner A. Macalister, A monograph on the anatomy of Chlamydophorus truncatus (Harlan) with notes on the structure of other species of Edentata. The transact. of the Roy. Irish Acad. Vol. XXV. 1875. S. 274; ferner Oppel, Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anatomie der Wirbeltiere.

[3]) Oppel berichtet l. c., Bd. II. S. 567, dass er ganz fehlen kann bei Bradypus und Manis; dasselbe finden wir auch für die Maniden angegeben bei Wiedersheim, Handb. der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1906. S. 429.

vollständig dicht der Darmwandung angeschlossen. Desgleichen finde ich in der Literatur nichts über etwaige Bauchfellduplikaturen an dieser Stelle erwähnt.

Ganz Ähnliches gilt für die beiden Exemplare von Tatusia novemcincta. — Dass im übrigen wechselnde Zustände hinsichtlich des Blinddarmes bei den Edentaten bestehen, betont hauptsächlich Rapp[1]). — Es mag einer späteren Untersuchung bei umfangreicherem Material vorbehalten sein, nähere Klarheit über den Gegenstand zu verschaffen.

4. Chiropteren.

Material: Pteropus medius (1 Exemplar, Erwachsener).

Von einem Blinddarmapparat bestehen keinerlei Andeutungen. Ähnliches beschreibt Muthmann[2]) für Vesperugo pipistrellus: „Cäcum fehlt gänzlich."

5. Insectivoren.

Material: Erinaceus europaeus (3 Exemplare, Erwachsene); Erinaceus deserti (2 Exemplare, Erwachsene).

Es fehlt jegliche Andeutung eines Cäcum. Dieselbe Angabe finden wir bei Berry[3]), bei Muthmann[4]) und bei Wiedersheim[5]).

---

[1]) v. Rapp, W., Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. 1852. S. 88: „In Beziehung auf den Blinddarm zeigen die verschiedenen Edentaten viele Verschiedenheiten, sogar die drei Arten von Myrmecophaga stimmen in dieser Abteilung des Darmkanals nicht miteinander überein."

[2]) Muthmann, E., l. c., S. 72. — Vgl. auch R. Wiedersheim, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1906. S. 429: „So ist er" — der Blinddarm — „sehr klein oder kann auch ganz fehlen bei den meisten .... Chiropteren."

[3]) Berry, R. J., The true caecal apex, or the vermiforme appendix, its minute and comparative anatomy. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXV. 1901. S. 94.

[4]) Muthmann, E., l. c., S. 72: „Talpa europaea, Erinaceus europaeus, Sorex vulgaris: Cöcum fehlt gänzlich."

[5]) Wiedersheim, R., l. c., S. 429.

6. Rodentier.

Material: Sciurus vulgaris (1 Exemplar, Erwachsener).

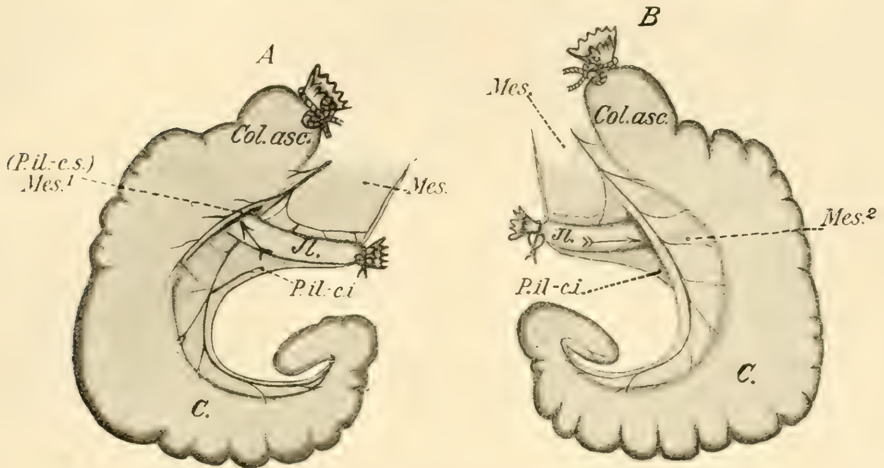
Nicht bei unseren gewöhnlichen Nagern, dem Kaninchen und dem Meerschweinchen, möchte ich die Gestaltung des Cäcalapparates und seiner Aufhängebänder hier des näheren charakterisieren, habe ich doch schon anfangs gesagt, dass durch die enorme Ausgestaltung dieses Darmabschnittes auch besondere Veränderungen der Peritoneumfalten zu erwarten seien, welche, auf dem Wege sekundärer Verklebung und Verwachsung, zur Stabilisierung der Darmschlingen, den primitiven Typus sehr umgestalten. Nur auf das eine mag bei dieser Gelegenheit hinsichtlich dieser Formen hingewiesen werden: auf die hohe Anpassungsfähigkeit der Bauchserosa an besondere den Herbivoren eigentümliche Verhältnisse. Primitivere Anlage des Darmtractus im Sinne der Entwickelungsgeschichte zeigt demgegenüber in deutlicher Weise Sciurus vulgaris.

Sciurus vulgaris (Textfigg. 8—9).

Bei dieser Species hat der Blinddarm nicht eine so gewaltige Länge angenommen, wie eben angedeutet: er beträgt bloss 75 mm[1]). In weitester offener Verbindung mit dem Colon ascendens präsentiert er sich als eine gebogene, nach rechts und distalwärts convex aussehende Darmschlinge, welche weiterhin wieder cranialwärts aufsteigt, um sich mit dem letzten 11 mm langen Endstück in ganz scharfem, spitzem Winkel nochmals nach rechts abzuknicken. Nach dem blinden Ende nimmt das Lumen ab; doch nicht plötzlich, sondern nur ganz allmählich, so dass der Durchmesser am äussersten Pol nur noch 4,5 mm beträgt im aufgeblasenen Zustande. Äusserlich trägt das Cäcum zahlreiche Haustra in ganzer Länge. Bloss das letzte, schärfer abgesetzte Endstück ist allseitig glattwandig.

[1]) Muthmann, E., l. c., S. 71 gibt eine Länge von 14—15 cm an, wobei das Cäcum eingerollt ist.

Nach jeder Richtung hin frei beweglich, nirgends mit dem Peritoneum parietale verbunden, ebensowenig wie das Colon ascendens, zeigt der Blinddarmapparat ähnliche Anlage von



Figg. 8 und 9. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Sciurus vulgaris (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl.il.-c. s.). } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

Peritonealfalten wie Didelphys virg. In einer Ausdehnung von 20 mm von der Einmündungsstelle des Ileum ab hebt sich zunächst die Plica ileo-caecalis inf. von der Dünndarmserosa ab gegenüber von dem Ansatz des Mesenterium. Ihre Anheftung findet sie an dem medialen Rand des Cäcum von dem Ileo-

cäcal-Winkel ab bis zur Abbiegung des distalen Endstückes. Dabei vermindert sich die Höhe der Falte andauernd, so dass sie an der angegebenen Stelle gänzlich in den glatten Überzug des Schlussabschnittes verstreicht. Der mediale Rand ist ausserordentlich stark nach links concav ausgebogen; dadurch erwirbt die ganze Anlage ausgeprägt die Form einer Sichel, mit der Basis an dem Ileum, der Spitze nach dem stumpfen Pole des Cäcum zu und dem Rücken an dem medialen Rande des Blinddarmes. Ähnlich wie bei Didelphys virg. ist nun die Plica ileo-caecalis inf. nicht in ganzer Ausdehnung völlig unabhängig, d. h. selbständig der Umgebung gegenüber. Eine gewisse Strecke distalwärts von der Ileumeinmündung (ca. 1 cm) verklebt sie nämlich mit dem dorsal gelegenen Mesenteriolum post. Die bis dahin gefässlose Falte erwirbt dadurch nähere Beziehung zu den grösseren Blutleitern, welche in der zuletzt genannten Bauchfellduplikatur sich finden. Wir sehen von der Verklebungsstelle aus einen kleinen arteriellen Zweig rückwärts nach dem Dünndarmende verlaufen, in geringem Abstande von dem medialen freien Rand. Doch ist derselbe, was besonders betont sei, nicht bis zu dem genannten Darmteile makroskopisch verfolgbar.

Das Mesenteriolum post. selbst löst sich etwas oberhalb von dem Ileum von der hinteren (linken) Oberfläche des Mesenterium ab und gleitet frei über die dorsale Wandung des Dünndarm-Endstückes. Hier hat die Falte eine maximale Höhe von 8 mm, ist also wesentlich geringer als die Plica ileo-caecalis inf., welche in der Stelle mehr wie um das Doppelte nach links hervorragt. In seinem freien Rande führt das Mesenteriolum post. die verhältnismässig stark ausgebildete Art. ileocaecalis post., welche nach der Verlötung mit der unteren Ileocäcal-Falte dieser letzteren geradezu fest dorsal anzuliegen scheint. Man könnte zunächst der Meinung Ausdruck verleihen, es sei von der Verwachsungsstelle ab die Plica ileo-

caecalis infer. die das Hauptgefäss führende Falte. Wir werden jedoch weiter unten alsbald erkennen, dass diese Ansicht durchaus nichts für sich hat. Die die Art. ileo-caecalis post. nach dem Cäcum leitende Falte ist das Mesenteriolum post., an welches sich die mehr ventral gelegene Plica ileocaecalis inf. gelegentlich, wie bei Sciurus vulgaris, anklebt und anlötet. Das Hauptgefäss liegt dicht dem freien Rand der Serosaduplikatur an, bis zu ihrem unteren Ende, von wo ab es sich dann weiterhin der Darmwandung unmittelbar anschmiegt. Die Seitenzweige, welche an der hinteren Seite des Cäcum und distalwärts auch auf dessen ventraler Fläche sich verteilen, sind zahlreich und gehen in regelmässigen Abständen ab; nach dem blinden Pole zu vermindern sie sich etwas, entsprechend der Involution des Blinddarmapparates.

Die Art. ileo-caecalis ant. ist bei weitem die schwächere. Auch ist die Peritoneumfalte, welche sie über die Vorderseite des Ileum nach ihrem Verteilungsgebiete leitet, relativ ganz gering: kaum beträgt die maximale Höhe an der Stelle der Ablösung von der vorderen Seite des Mesenterium, dicht oberhalb der Dünndarmeinmündung 4 mm. So kommt es denn auch, dass bei Betrachtung von ventral her (siehe Fig. 8) die Plica ileo-caecalis inf. beinahe in ganzer Ausdehnung sichtbar ist. Die Art. ileo-caecalis hört denn auch sehr bald auf: Ihr makroskopisches Verteilungsgebiet auf der Paries anterior des Blinddarmes reicht nicht über 2 cm unterhalb des Ileum hinaus; die Äste sind relativ gering, und ein Endzweig steht in deutlicher anastomotischer Verbindung mit einer Seitenverteilung der Art. ileo-caecalis post.

Die beiden Recessus ileo-caecales anterior (sup.) und posterior (inf.) haben entsprechend der Differenz in der Entwickelung der beiden Mesenteriola, welche ja die vordere bzw. die hintere Wand derselben bilden, eine sehr verschiedene Ausbildung.

Die vordere Vertiefung ist äusserst seicht; rinnenförmig läuft sie auf den medialen Rand des Cäcum aus, welcher zugleich ihren Boden bildet. Guter Abschluss liegt nur an der Ablösungsstelle des Mesenteriolum ant. von dem Mesenterium vor. Die dorsale Wand wird im wesentlichen von der Vorderseite des Ileum gebildet und auf einer schmalen Zone von dem Mesenterium oberhalb des letzteren und von der Plica ileo-caecalis inf. nach unten davon. Die Öffnung des Recessus ileo-caecalis schaut median- und distalwärts.

Die hintere (untere) Bauchfellvertiefung ist demgegenüber mehr ausschliesslich von links her (d. h. von der Körpermitte her) zugänglich, was sich davon ableitet, dass neben dem oberen Abschluss an der Ablösungsstelle des Mesenteriolum post. von dem Mesenterium auch eine distale Abgrenzung an der Verlötungsstelle der Plica ileo-caecalis inf. besteht. Die vordere Wand, welche genau wie die dorsale Paries des Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) zusammengesetzt ist und nur die einzelnen Aufbauelemente, das Mesenterium (hintere Seite), das Ileum (dorsale Wandung) und die Plica ileo-caecalis inf. (hintere Fläche), in grösserem Umfange in Anspruch nimmt, erscheint sehr ausgedehnt. Den Grund der Vertiefung bildet die mediale Randzone des Blinddarmes.

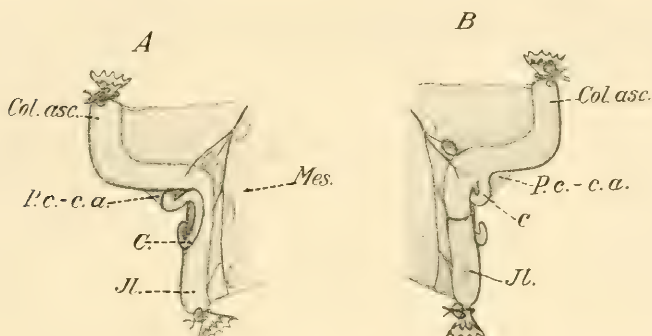
7. Carnivoren.

Material: Canis familiaris (10 Exemplare: 2 Erwachsene, 8 Neugeborene); Felis domestica (6 Exemplare: 2 Erwachsene, 3 Neugeborene, 1 vier Wochen alt).

A. Canis familiaris (Textfigg. 10—11).

Die rudimentäre Gestaltung des Blinddarmes bei den Carnivoren und speziell beim Hunde ist allzu bekannt, als dass es nötig wäre, mit Nachdruck darauf hinzuweisen. Interessant ist dabei immerhin, dass schon bei neugeborenen Tieren die Involution weithingehend vorliegt, dass das gewundene Cäcum

jeglicher Selbständigkeit und freier Abgrenzung entbehrt[1]). In ganzer Länge — dieselbe beträgt an dem abgebildeten Exemplar (Neugeborener) 19 mm — ist der Darmteil der Aussenfläche des Ileum und zwar an der dem Mesenteriumansatze gegenüberliegenden Seite angeklebt. Mit dem parietalen Blatt des Peritoneum besteht selbstredend keinerlei Zusammenhang. Die



Figg. 10 und 11. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Canis familiaris (neugeborenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Pl. c.-c. a. = Plica caeco-colica accessoria.

Verlötung mit dem unteren Dünndarmende ist eine so innige, dass man kaum einen Rest einer Bauchfellduplikatur dabei erkennt, weder eines Mesenteriolum noch der Plica ileo-caecalis inf. Es lässt sich zwar sowohl vorn wie hinten eine Art. ileo-

[1]) Darauf hin deutet auch W. Ellenbergers und H. Baums Angabe in dem Handb. der vergl. Anat. der Haustiere. 9. Auflage. 1900. S. 464: „Beim Hund beschreibt er“ — gemeint ist der Blinddarm — „mehrfache Windungen, die durch ein kleines Gekröse zusammengehalten werden.“ Nach E. Muthmann, l. c., S. 72 ist das „Cöcum dem Dünndarm anliegend, in zwei Windungen gelegt“. — Die Länge betrug 15 cm.

caecalis nachweisen, welche sich jeweilig in schrägem, distalwärts und nach rechts gerichtetem Verlauf nach der Basis des Cäcum wendet. Beide sind jedoch ganz kleinen Kalibers und ihr Weg ist in keiner Weise an dem Peritonealüberzug durch besondere Abhebung gekennzeichnet.

Im ganzen genommen hat der Blinddarm bei den neugeborenen Hunden, welche mir zur Untersuchung dienten, und welche, aus demselben Wurf herstammend, annähernd gleich gross waren, eine Länge von 19 mm. Dabei gestaltet sich die Communicationsstelle mit dem Dickdarm um ein geringes breiter als das blinde Ende (vgl. Fig. 11), wo er einen Durchmesser von 1,2 mm erreicht. Nach Ellenberger und Baum[1]) ist allerdings die Weite nach der Individualität sehr verschieden. Die gleichen Autoren stellen bei grossen ausgewachsenen Hunden eine Länge von 15–21 cm fest. Geradezu typisch sind dabei die Windungen, welche das Cäcum zeigt. An einen kurzen caudalen Verlauf schliesst sich nach scharfer Knickung ein schräg cranial und ventral gerichtetes kurzes Stück, an welches ein mehr in ventral convexem Bogen weitergehender längerer, im ganzen caudalwärts ziehender Schenkel sich anreiht; dieser führt dann zu dem cranial und dorsal umgebogenen blinden Ende.

Weit mehr wie die Involution als solche und die Verwachsung mit dem Ileum, welche beide Momente die eben skizzierte Gestaltung bedingen, ist für uns die Anwesenheit einer Bauchfellfalte von Interesse, welche sich zwischen dem freien Rande des Blinddarmes und dem Colon ascendens ausspannt. Nach dem Aufblasen des Lumens der Dünn-Dickdarm-Verbindung erkennt man nämlich, dass der Winkelraum zwischen dem obersten caudalwärts ziehenden Stück des Cäcum und dem mehr quer verlaufenden Anfangsteil des Dickdarmes gegenüber dem Meso-Ansatz ausgefüllt ist von einer

[1]) Ellenberger, W., und Baum, H., l. c., S. 300.

Peritonealfalte (vgl. Figg. 10 und 11). Dieselbe erscheint gefässlos, insofern als grössere Arterien und Venen darin nicht erkennbar sind. Vollkommen eigenartig ist diese Bildung auf alle Fälle, indem wir sie in der ganzen Untersuchungsreihe nicht wieder finden. Man wird jedenfalls nicht fehlgehen, die Serosaduplikatur in engen Zusammenhang zu bringen mit der festeren Fixierung des Cäcum an das Ileum. Man hat den Eindruck, es sei der Peritoneumüberzug von dem Colon ascendens gegenüber dem Meso-Ansatz geradezu zur Falte abgehoben. Diese Erklärung scheint mir jedenfalls die natürlichste zu sein und wird bei Betrachtung der Figg. 10 und 11 ohne weiteres verständlich. Im speziellen zeigt sie uns an, dass eine Faltenbildung zwischen zwei Darmteilen in der Ileo-caecalgegend sich entwickeln kann, ohne dass in der Anwesenheit von besonderen Gefässen ein Causalitätsmoment für ihre Entwickelung zu suchen wäre. Ihrer Lagebeziehung und ihren Kontaktverhältnissen nach möchte der in Frage stehenden Serosaduplikatur die Bezeichnung Plica caeco-colica accessoria zukommen.

B. Felis domestica (Textfigg. 12—14).

Die Entfaltung, welche der Cäcalapparat bei der Katze besitzt, ist bekanntermassen sehr gering: „is a blind diverticulum or cul-de-sac“ [1]). Jedenfalls ist der Unterschied auch im embryonalen Zustande gegenüber den Verhältnissen beim Hunde sehr ausgeprägt, insofern als dort die ganze in der Länge sehr ausgedehnte Anlage reduziert ist, haben wir hier ein anderes Prinzip der Involution. Der Blinddarm ist viel kürzer, doch in der Weite relativ ansehnlich, konisch auslaufend, unter Bildung eines nach rechts und distalwärts convexen Bogens [2]). Meine Untersuchung richtet sich in der Hauptsache auf neu-

[1]) Mivart, G., The Cat. 1881. S. 182.

[2]) Nach E. Muthmann, l. c., S. 72 ist das „Cöcum — 3 cm lang — leicht gekrümmt, spitz zulaufend“.

geborene bzw. ganz junge Individuen, in der Hoffnung, etwas deutlichere Ausgestaltung zu erkennen. Doch schon auf dieser Entwickelungsstufe erkennen wir eine sehr kurze Anlage des Blinddarmapparates, welche den Typus des erwachsenen Exemplars schon erkennen lässt. So ist bei neugeborenen mittelgrossen Katzen das Cäcum 3 mm lang und 2,2 mm breit mit weiter Communication mit dem Colon ascendens.

Auch hinsichtlich seiner Anheftung ist ein weiter Unterschied gegenüber dem Zustande bei Canis familiaris. Hier eine vollständige Verwachsung mit dem Ileumendteil, bei Felis domestica dagegen völlig freie Beweglichkeit (vgl. Textfig. 12). Die drei typischen Peritoneumfalten sind denn auch gut erkennbar.

Insbesondere fällt die Plica ileo-caecalis inf. auf, welche gegenüber dem Mesenteriumansatz am Ileum sich abhebt in einer Länge von 1,8 mm und nach der medialen Randzone des Cäcum gelangt, bis dicht an das blinde Ende desselben. Der freie Rand ist nach links concav, die ganze Anlage halbmondförmig ausgeschweift. In toto erscheint dieselbe winzig klein beim neugeborenen Individuum. Makroskopisch verfolgbare Gefässe kann ich in derselben nicht antreffen. Diese gelangen an den Blinddarm auf dem Wege der Mesenteriola ant. und post. durch die beiden Artt. ileo-caecales. Diese letzteren sind den Verhältnissen entsprechend geringer Natur. Immerhin erkennt man einzelne Ästchen, welche zur vorderen bzw. zur hinteren Darmwandung abgehen.

Die vordere Gefässfalte ist relativ gut entwickelt, vollkommen unabhängig. Von dem vorderen Blatt des Mesenterium sich dicht oberhalb der Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm abhebend, erreicht sie beinahe das freie Ende des Cäcum, nicht gar so weit gehend wie die Plica ileocaecalis inf.

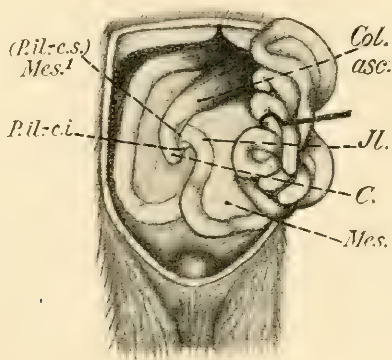
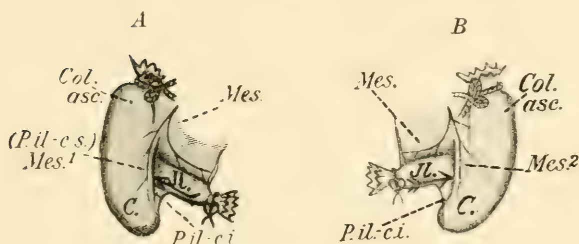


Fig. 12. Cäcalapparat von Felis domestica (neugeboren) in situ. Jejunum und Ileum sind nach links herübergezogen. $^1/_1$ Naturgrösse.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.



Figg. 13 und 14. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Felis domestica (4 Wochen alt). Die Darmteile sind aufgeblasen. 2fache Vergrösserung.

A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

Das Mesenteriolum post. ist von ganz ähnlicher Gestaltung, wie die vordere homologe Serosaduplikatur; vielleicht nicht ganz so selbständig: distalwärts ist eine kleine Verklebung mit der unteren Ileo-cäcal-Falte nicht von der Hand zu weisen.

So sind denn auch bei Felis domestica verhältnismässig deutliche Recessus ileo-caecales vorhanden, welche sich in ganz ähnlicher Weise vorn und hinten präsentieren. Die Scheidewand bildet im wesentlichen die Plica ileo-caecalis inf., dann nach oben das Ileum, schliesslich eine Mesenteriumrandzone oberhalb der Einmündung desselben; während die vordere bzw. hintere Paries jeweilig von den Gefässfalten abgegeben werden (vgl. Textfigg. 13 u. 14). Rinnenförmig läuft der Recessus ileo-caecalis ant. auf die mediale Randzone des Blinddarmes aus: Nur oben an der Stelle der Abhebung des Mesenteriolum ant. von dem Mesenterium abgeschlossen. Die hintere Vertiefung zeigt dagegen einen gewissen distalen Abschluss, ist also mehr von links her zugänglich, während der Eingang in die vordere nach medial und zugleich distalwärts schaut. Den Boden der beiden Recessus ileo-caecales bildet die mediale Randzone des Cäcum.

8. Prosimier.

Material: Perodicticus potto (1 Exemplar, Erwachsener); Nycticebus tardigradus (1 Exemplar, Erwachsener); Galago Garnetti (1 Exemplar, Erwachsener); Lemur mongoz (3 Exemplare, Erwachsene); Tarsius (1 Exemplar, Erwachsener)

A. Perodicticus potto (Textfigg. 15 u. 16).

Entgegen der gewaltigen Entwickelung, welche die Plica ileo-caecalis inf. bei Didelphys virg., bei Sciurus vulgaris aufweist, findet sich dieselbe bei Perodicticus potto in nur sehr geringer Entfaltung vor. Insbesondere fällt die Differenz deshalb auf — ganz abgesehen von jeglichen phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnissen —, weil eine besondere, nennenswerte, entsprechende Reduktion des Cäcum nicht vorliegt. Dieses

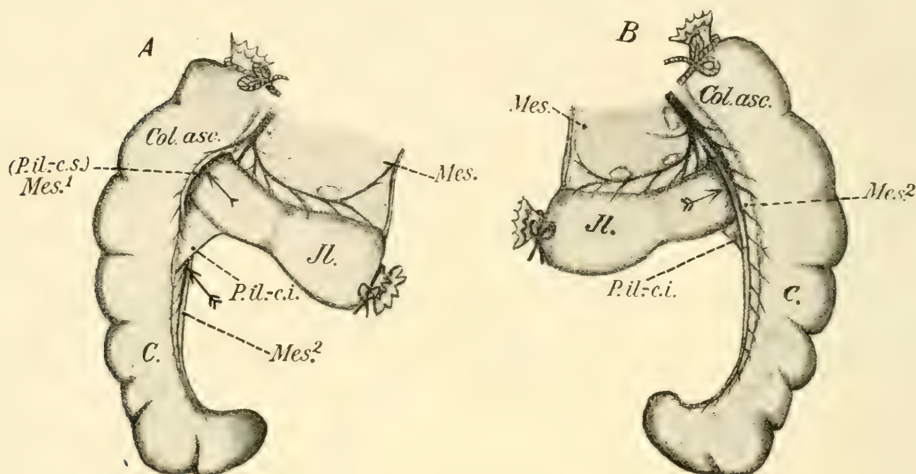
ist vielleicht wohl etwas in der Involution, d. h. besser gesagt in mässiger Entwickelung stehend. Die absolute Länge beträgt 47 mm[1]); es vermindert sich die Lichtung etwas nach dem stumpfen Ende zu, doch sind ausgesprochene Haustra, wie am Colon, in der ganzen Länge vorhanden, zum Teil in sehr vollkommener Gestaltung. — Im übrigen ist der Blinddarm gänzlich frei von Verwachsungen mit der hinteren Bauchwand, welche Eigenart in gleicher Weise auch dem Colon ascendens zukommt.

Als eine kleine dreiseitige Platte präsentiert sich die Plica ileo-caecalis inf.; nur auf einer Strecke von 7 mm dehnt sie sich von dem Ileo-cäcal-Winkel aus an dem freien Rande des Dünndarmendes gegenüber dem Mesenteriumansatz. Die Befestigung am Cäcum ist etwas grösser: 10 mm. Der freie Rand erscheint geradlinig. Interessant ist, dass eine vollkommene Selbständigkeit der Falte besteht, dass sie an keiner Stelle im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Didelphys virg. und Sciurus vulgaris Verschmelzungen eingeht (mit dem Mesenteriolum post.), und dass sie so gut wie gefässlos ist (vgl. unten).

Die gefässführenden Bauchfellfalten, welche sowohl auf der vorderen wie auf der hinteren Seite des Ileum herabsteigen, sind jede für sich gleichfalls unabhängig. Die vordere ist beiweitem die schwächere. Die relativ dünne Art. ileo-caecalis ant. hebt den peritonealen Überzug des Mesenterium von einer Stelle dicht oberhalb der Einmündung des Dünndarmes in das Colon nur wenig empor, bei ihrem Verlauf über die genannte Darmverbindung. Alsbald danach findet der Übergang

[1]) Für Chiromys madagasc. gibt Zuckerkandl an: Der Blinddarm ist 40 mm lang und läuft in einem 60 mm langen, frei beweglichen Processus vermiformis aus. — Es liegen danach in der Form ganz andere Verhältnisse vor — auch bedauere ich es, dass mir kein Exemplar dieser Species zur Verfügung stand. Zur Anatomie von Chiromys madagasc. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl. Bd. 68. S. 141. Wien 1900.

des Mesenteriolum ant. in das allgemeine Niveau des Bauchfellüberzuges des Cäcum statt. Die distalen Ausläufer der Arterie selbst endigen sehr rasch jenseits des unteren Randes des Mesenteriolum ant. Bedeutsamere Anastomosen mit der



Figg. 15 und 16. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Perodicticus potto (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum:
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Die Pfeile » → zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

hinteren Blinddarmarterie finden nicht statt. Nur das eine bedarf noch besonderer Erwähnung, dass nämlich zwei bis drei kleinste Verzweigungen der Art. ileo-caecalis ant. sich

im Gegensatz zu den anderen, welche zu der Vorderwand des Cäcum ziehen, in die Plica ileo-caecalis inf. umbiegen. Sie dehnen sich aber nicht sehr weit aus, verlieren sich alsbald in dem zarten Substrat der Falte und erreichen weder den (freien) Rand des Ileum gegenüber dem Mesenteriumansatz, noch den freien Rand der Bauchfellduplikatur selbst. Wie gesagt weisen diese arteriellen Ästchen keinerlei bedeutsameres Kaliber auf, so dass die Plica ileo-caecalis inf. praktisch genommen „blutleer" bezeichnet werden kann (vgl. oben).

Insofern nun als selbst derartig winzige Gefässbildungen für letztere Serosafalte von dem Mesenteriolum post. in keiner Weise abgehen, erscheint dieses noch selbständiger, unabhängiger als die entsprechende ventrale Bildung. Als Ganzes betrachtet ist das Mesenteriolum post. bedeutend besser entfaltet. Es dehnt sich bis nahe an das stumpfe Ende des Cäcum hinaus. Immerhin ist das Peritoneum nicht so sehr abgehoben, als dass man von der Betrachtung von der Hinterfläche die Plica ileo-caecalis inf. nicht mehr erkennen könnte; d. h. in anderen Worten, die Ausbildung des Mesenteriolums bleibt trotz allem in sehr mässigen Grenzen gewahrt (vgl. weiter unten); seine Ablösung von der Hinterseite des Mesenterium befindet sich dicht oberhalb der Einmündungsstelle des Dünndarmes in das Colon. Die Art. ileo-caecalis post., welche dicht unter dem freien Rand der Serosafalte verläuft, ist gegenüber der entsprechenden vorderen Arterie im Kaliber viel stärker und zieht bis zum freien blinden Ende des Cäcum. Zahlreiche feine Gefässe gehen in regelmässiger Anordnung (vgl. Fig. 16) an die hintere Wand dieses Darmteiles, wobei eine Stärkeabnahme nach dem blinden Pole allmählich einsetzt.

Entsprechend dem geringen Vorspringen des Mesenteriolum ant. ist der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) von relativ geringer Tiefe, doch gut wahrnehmbar von der Ablösungsstelle genannter Serosaduplikatur von dem Mesenterium bis kurz

unterhalb der Einmündungsstelle des Ileum in das Colon; hier geht ja das Mesenteriolum ant., die vordere Paries der Bauchfellvertiefung in den allgemeinen Peritoneumüberzug der vorderen Wand des Blinddarmes über. Die hintere Wandung des Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) bildet im wesentlichen die vordere Seite des Ileum, nach oben schliesst sich eben noch das Mesenterium desselben an, distalwärts der rechte obere Winkel der Plica ileo-caecalis inf. Der Eingang in den Recessus schaut nach links und distalwärts.

Etwas umfangreicher ist der Recessus ileo-caecalis post. (inf.); sein Zugang erscheint dabei im übrigen gleichartig orientiert. An sich ist aber der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) weniger gut abgeschlossen, als er distalwärts auf die mediale Randzone des Caecum weithin ausläuft. Während nämlich das Mesenteriolum post. die hintere Wand der Serosaeinstülpung darstellt, setzt sich die vordere im wesentlichen zusammen aus der Hinterfläche der Plica ileo-caecalis inf. in ihrer Totalität nahezu und aus der dorsalen Seite des Ileum, dazu kommt noch ein Mesenteriumsaum bis zur Ablösung des Mesenteriolum post. An dieser Stelle ist deutlich scharfer Abschluss des Recessus ileo-caecalis post. (inf.) vorhanden; distalwärts dagegen nicht, insofern als keinerlei Verklebung stattfindet zwischen der Plica ileo-caecalis inf. und dem Mesenteriolum post. Der Grund des Recessus, welcher, was auch für die entsprechende vordere Bildung nachzutragen wäre, von dem medialen Rand des Caecum gebildet ist, wird distalwärts allmählich oberflächlich. Es zieht sich der Recessus ileo-caec. post. (inf.) zwischen den zwei eben genannten Bauchfellfalten auf die Blinddarmoberfläche aus. Ventral ist dies nicht so auffällig, weil das Mesenteriolum ant. im ganzen geringer ist, deshalb erscheint auch der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) etwas mehr in sich abgeschlossen.

B. Nycticebus tardigradus (Textfigg. 17 und 18).

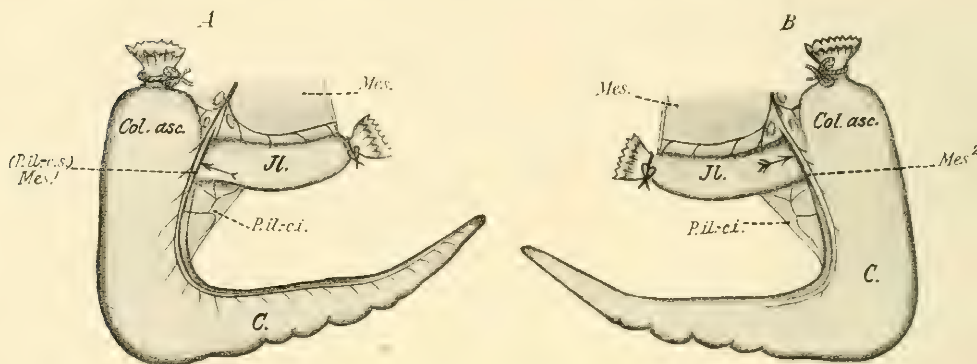
Im allgemeinen schliessen sich die bei dieser Form vorliegenden Verhältnisse dem Tatbestand bei Perodicticus potto sehr nahe an. Das Cäcum, wenn auch im ganzen ziemlich lang, 78 mm, erscheint relativ reduziert nach seinem blinden Ende zu durch allmähliche Verengerung. Von der Involution sind besonders die zwei distalen Drittel betroffen [1]). Dieser Abschnitt erscheint überdies gegenüber dem Anfangsteil nach links unter beinahe rechtem Winkel abgeknickt. Im aufgeblasenen Zustande beträgt der Durchmesser am stumpfen Ende 2 mm gegenüber 16 mm an der Einmündungsstelle in das Colon. Die Haustrabildung ist lediglich in dem abgebogenen Endteil vertreten. Nach dem Colon zu ist glatte, gleichmässige Oberfläche vorhanden.

Vor allen Dingen fällt weiterhin die Kleinheit und Selbständigkeit der Plica ileo-caecalis inf. auf. In keiner Weise wird ihre Abgrenzung durch die beiden Mesenteriola, von denen das vordere das Übergewicht hat, gestört. Selbst erscheint sie als eine kleine, nahezu rechtwinklige Platte mit dem rechten Winkel an der Zusammenflussstelle von Ileum in das Colon. Der Übergang in den Bauchfellüberzug des Dünndarmendes geschieht, wie schon wiederholt hervorgehoben, gegenüber dem Mesenteriumansatz auf einer Ausdehnung von 8,5 mm. Die Befestigung an dem medialen Rand des Cäcum ist etwas länger, 15 mm. Grössere Gefässe fehlen in der Plica ileo-caecalis. Es ist in derselben bloss eine kleinere Arterie nachweisbar, welche von der Art. ileo-caecalis ant. sich ablösend, quer die Bauchfellfalte durchzieht, etwa in der Mitte ihrer Höhe, dabei parallel zu der Längsachse des Ileum verlaufend. Einzelne feinste Ramifikationen gehen nach dem Dünndarmende ab; und in

[1]) Oppel, A., Lehrb. der vergleich. mikroskop. Anatomie. 1897. II. Teil. S. 560 erwähnt einen Proc. vermiformis bei Nycticebus.

dem geradlinigen freien Rande der Plica biegt sich in entgegengesetzter Richtung ein zarter Zweig um, nach ihrem unteren Ansatze am Cäcum.

Das vordere Mesenteriolum ist wie gesagt das stärkere, doch nicht deshalb, weil eine besonders ausgeprägte Abhebung



Figg. 17 und 18. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Nycticebus tardigradus (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^4/_5$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.
Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

des Peritoneumüberzuges stattfindet, welche in der Tat an sich ziemlich gering ist, sondern weil das die seröse Falte bedingende arterielle Gefäss das stärkere ist, und bis zum stumpfen Ende des Blinddarmes verfolgt werden kann. Zahlreiche feine arterielle Zweige werden in regelmässigen Ab-

stande von einigen Millimetern von einander für die ventrale Seite der Darmoberfläche abgegeben. Überdies besteht als besonderer medialwärts verlaufender Ast das für die Plica ileocaecalis inf. bestimmte, bereits gekennzeichnete Gefäss. Als Ganzes genommen ist das Mesenteriolum ant., wie angedeutet, vollkommen selbständig von der Stelle der Ablösung von der Vorderfläche des Mesenterium im Winkel zwischen Ileum und Colon bis nach dem blinden Ende des Cäcum zu, wo allmähliche Abflachung in die Bauchfellbedeckung dieses letzteren platzgreift. Dass die abgehobene Falte von vornherein wenig bedeutend ist, erhellt schliesslich aus dem Umstande, dass bei der Ansicht von vorn die Plica ileo-caecalis inf. in toto erkennbar ist.

Ganz ähnliches gilt von dem hinteren Mesenteriolum. Nur an der Ablösungsstelle von der dorsalen Seite des Mesenterium ist die Serosaduplikatur einigermassen deutlich; doch sehr rasch verschmälert sie sich, so dass auch bei der Betrachtung von der Hinterfläche her die Plica ileo-caecalis inf. in ganzer Entfaltung vorliegt. Etwas distalwärts von dem Ansatz dieser letzteren an dem Cäcum verstreicht das Mesenteriolum post. in den Bauchfellüberzug des Blinddarms. Beziehungen irgendwelcher Art mit der Ileo-cäcal-Falte, speziell Verschmelzungen kommen nicht in Frage. Die Art. ileo-caecalis post. hat nur geringes Kaliber. Die abgehenden Äste sind weniger zahlreich als vorn; es lösen sich aber dieselben trotzdem in regelmässigen Abständen von dem Hauptstamm ab.

Hand in Hand mit der geringen Erhebung der beiden Mesenteriola sind die beiden Recessus ileo-caecales ausserordentlich seichte Einsenkungen an der vorderen bzw. an der hinteren Fläche des Ileum-Endstückes. Nur proximal sind dieselben begrenzt an der Stelle der Ablösung der jeweiligen Gefässfalte von dem Mesenteriumüberzug. Nach unten laufen sie auf die medialen Randpartien des Cäcum, und zwar sehr

bald, aus. Der Eingang in die Recessus schaut in beiden Fällen gleichartig nach links und caudalwärts.

C. Galago Garnetti (Textfigg. 19—21).

Welche Differenzen in einer und derselben Gattung vorkommen können, beweisen uns die Verhältnisse bei Galago Garnetti hinsichtlich der Bauchfellverbindungen in der Ileocäcal-Gegend.

Länge des Cäcum 55 mm. — Owen[1]) gibt allerdings eine viel grössere Ausdehnung an für Galago Moholi (vgl. Fig. 19). — Bei Galago crassicaudatus beträgt die maximale Länge

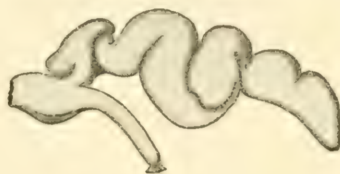


Fig. 19. Kopie aus R. Owen, On the anatomy of Vertebrates. Vol. III. Mammals. 1868. Fig. 327. Caecum of Galago Moholi. $^1/_2$ Originalgrösse.

„two inches" (Flower)[2]). — Wetigehendere Involution ist an dem Blinddarm nicht nachweisbar: leichte Verengerung nach dem stumpfen Ende zu besteht aber immerhin. Von 9,5 mm an der Verbindungsstelle mit dem Colon vermindert sich der Durchmesser schliesslich auf 7 mm am blinden Pole.

[1]) Owen, R., On the anatomy of vertebrates. Vol. III. 1868. S. 431: „in Galago Moholi, with a more efficient form of molars for mastication, the caecum is more than twice the lenght in proportion to its calibre, and it is puckered by a mesenteriole into five or six short folds."

[2]) Bei Galago crassicaudatus beschreibt W. H. Flower, l. c., S. 561 die Cäcal-Verhältnisse folgendermassen: „The caecum lay in the right iliac fossa, with the apex downwards and in the pelvis. . . . The caecum is two inches long, thicker at the base than any other part of the intestines, but gradually narrowing to a rounded apex. It has a slight and simple curve in one plane towards its attached or mesocaecal border; a longitudinal muscular band passes along the middle of the opposite border, by which it is slightly puckered up into transverse sacculations." — Die Peritonealverbindungen sind leider im einzelnen nicht berücksichtigt.

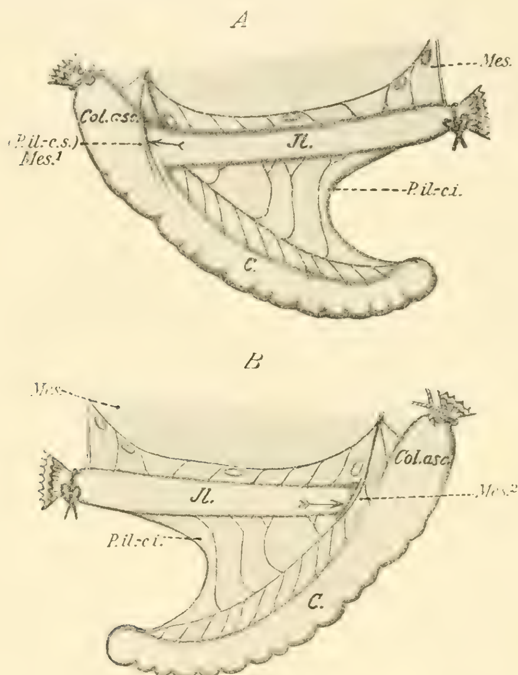
Das nach links, nach dem Ileum zu etwas concav eingebogene Organ trägt zahlreiche Haustrabildungen an seinem lateralen Rand in nahezu der ganzen Länge.

Während bei Perodicticus potto und Nycticebus tardigradus die Plica ileo-caecalis inf. so einwandfrei selbständig und nicht bzw. kaum als gefässleitend geschildert werden kann, begegnen wir bei Galago Garnetti ganz davon verschiedenen Zuständen, und es dürfte wohl schwer fallen, den Sachverhalt richtig zu beurteilen in der Unkenntnis der obigen geschilderten Befunde. In der Tat erscheint die Plica ileo-caecalis inf. in der in Frage stehenden Species als die beiweitem bedeutsamste Peritoneumduplikatur. Die Befestigung an dem Ileum, an dem freien Rande gegenüber dem Mesenteriumansatz hat eine Länge von 39 mm. An dem Cäcum erreicht die Falte das blinde Ende. Eine starke Einkerbung zeichnet den freien Rand aus.

Demgegenüber sind beide Mesenteriola von ausserordentlich minimaler Entwickelung. Das vordere speziell bildet eine ganz unscheinbar vorspringende Falte und dehnt sich aus von der Ablösungsstelle am Mesenterium zwischen Dünn- und Dickdarm bis zu einem Punkte am Cäcum nur wenige Millimeter unterhalb der Einmündung des Ileum. Von vornherein schwach ausgebildet, verstreicht sie da völlig in dem Serosaüberzug des Blinddarmes. Die Art. ileo-caecalis ant. ist dementsprechend ausserordentlich zart und gibt bloss kleinste Zweige an die vordere Ileum- und Cäcumwand für die nächste Umgebung ab, bleibt aber dabei im Gegensatz zu dem Verhalten bei Perodicticus potto und Nycticebus tardigradus völlig beziehungslos gegenüber der Plica ileo-caecalis inf.

Etwas ausgeprägter ist das Mesenteriolum post., doch nur insofern als die örtliche Abhebung des Bauchfelles etwas deutlicher ist. Die Länge der freien Falte ist dagegen vielleicht noch kürzer als bei dem Mesenteriolum ant. Unmittelbar unter-

halb von der Einmündung des Ileum in den Dickdarm findet nämlich eine vollständige Verschmelzung der hinteren Gefässfalte statt mit der Plica ileo-caecalis inf. (ähnlich wie bei



Figg. 20 und 21. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Galago Garnetti (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^4/_5$ Naturgrösse.

A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.

Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

Didelphys virg. und bei Sciurus vulgaris). Das Mesenteriolum post. ist also als freie Peritoneumduplikatur bloss von der Ablösungsstelle von der dorsalen Oberfläche des Mesenterium über die hintere Wand des Dünndarmendstückes ausgespannt. Die relativ starke Art. ileo-caecalis post. geht dann auch nach der Verlötung der beiden Bauchfellfalten geradezu in die Plica ileo-caecalis inf. über: und gerade darauf könnte sich bei nicht genügender Erkenntnis anderer, jedenfalls einfachere Zustände darbietenden Formen die irrige Auffassung gründen, es sei die Plica ileo-caecalis inf. von vornherein und allgemein eine für die Ernährung des Blinddarmes und event. auch des Ileum massgebende Formation. In der Tat verläuft in ihr bei Galago Garnetti die Art. ileo-caecalis post. tatsächlich aber erst nach der Verschmelzung des Mesenteriolum post. mit der Plica ileo-caecalis inf., also in der Peritonealduplikatur, welche aus der Verlötung dieser zwei primären Serosafalten entsteht. Das Gefäss ist dabei bis zum blinden Cäcumende zu verfolgen: in kurzem Abstande von einigen Millimetern gehen zahlreiche, gut ausgebildete Äste an diesen Darmteil. Einige (vier) Zweige gelangen, einen anderen rückläufigen Weg einschlagend, nach dem Cäcum. Gerade dieses Verhalten ist jedenfalls nicht unbedeutsam und könnte bei der Frage nach der Entstehungsursache der Plica ileo-caecalis inf. unter Umständen bewertet werden. Es läge nämlich sehr nahe, aus dem geschilderten Verlaufe der Gefässe diesem Bauchfellblatt einfach den morphologischen Wert einer Gefässfalte beizumessen. Wichtig ist aber dabei, dass die am meisten medianwärts nach dem Dünndarmende gehende Ramification in keiner Weise dem freien Rand der Plica folgt, wie wir dies allgemein beim Mesenteriolum finden, sowohl beim vorderen wie beim hinteren, sondern vielmehr unabhängig von demselben nach ihrem Bestimmungsgebiet mehr geradlinig zieht (vgl. Figg. 20 und 21).

Dem geschilderten Verhalten der Mesenteriola können Re-

cessus ileo-caecales von nur geringster Entfaltung entsprechen. Der vordere (obere) von beiden stellt eigentlich bloss eine flache Rinne dar, welche allein an der Stelle der Ablösung der Falte vom Mesenterium etwas zugänglicher ist. Hier erscheint sie zugleich blindsackartig vertieft. Nach dem Cäcum zu läuft die Rinne sehr rasch aus auf die vordere Oberfläche der Darmwand. Der Zugang zu derselben schaut nach links und distalwärts.

Anders der Recessus ileo-caecalis post. (inf.), welcher an sich etwas umfangreicher, nicht allein proximal nach dem Mesenterium, sondern auch nach der Plica ileo-caecalis inf. zu (distal) gut abgeschlossen ist. Die hintere Wand bildet das Mesenteriolum post., die vordere setzt sich im wesentlichen zusammen aus der dorsalen Seite des Ileum, ferner aus einer schmalen Zone der Facies posterior des Mesenterium (oben) und der Plica ileo-caecalis inf. (unten). Den Grund bildet ein schmaler medialer Randteil des Dickdarms an der Einmündungsstelle des Ileum. Die Öffnung des Recessus schaut nach links.

D. Lemur mongoz (Textfigg. 22—23).

Die Ausbildung des Cäcum ist eine ausgeprägt starke[1]). Es hat die Lichtung des Darmteiles selbst am blinden Ende einen grossen Durchmesser, 15 mm, wenn auch in den zwei letzten Dritteln eine verhältnismässig plötzlich einsetzende Verschmälerung unabweislich ist gegenüber dem am Colon ascendens sich anschliessenden Stücke, welches ganz wie dieses

[1]) Vgl. W. H. Flower, l. c., S. 562: „The caecum is considerably longer, and curled in a sub-spiral manner. . . . The small intestines in Lemur flavifrons measured forty-four inches, the large (without caecum) twenty-five inches, and the caecum seven inches; the animal from tip of nose to root of tail being fourteen inches"; und weiterhin S. 563: „Among the true lemurs, the principal known deviation in the digestive organs from the type above described occurs in the largest species, the Ruffed Lemur (L. varius), in which the caecum is greatly developed, attaining a length of thirteen inches, and is coiled in a regular spiral manner." Von dem Cäcum bei den Lemuriden sagt dagegen R. Owen, l. c., S. 432: „is of moderate length, cylindrical, curved; two longitudinal bands are continued from it along the colon".

letztere geartet erscheint, mit einem Querdurchmesser von 30 mm. Die verengte Portion ist zugleich nach links abgeknickt (nahezu im rechten Winkel bei aufgeblasenem Zustande). Das letzte stumpfe Ende ist schliesslich cranialwärts nach dem Ileum zu eingebogen. Haustrabildungen sind nur gering und wenig zahlreich (zwei), wie überhaupt am Dickdarm im ganzen genommen.

Die Entfaltung der Plica ileo-caecalis inf. ist eine verhältnismässig geringe, insbesondere im Vergleich zu dem eben beschriebenen Befunde bei Galago Garnetti. Von dem freien Rande des Ileum gegenüber dem Mesenteriumansatz in einer Länge von 28 mm entspringend, spannt sie sich nach dem dem Dünndarm zu gerichteten concaven Rande des Cäcum. Die Ausdehnung der Anheftung beträgt 45 mm; sie bleibt also weit von dem blinden Ende ab. Auch zeigt die Plica ileo-caec. inf. nicht völlige Selbständigkeit dem Mesenteriolum post. gegenüber, speziell in ihrem distalen Abschnitte, wo eine Verschmelzung der beiden Peritoneumduplikaturen einsetzt: Unterhalb der Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm findet nämlich ein unmittelbarer Übergang der Plica ileo-caecalis in den Bauchfellüberzug des Cäcum statt; weiter nach dem stumpfen Ende zu greift dagegen eine frühere Anheftung Platz, sie verlötet sich mit dem hinteren Mesenteriolum. Dieser Vorgang hat an dem freien und zugleich concaven Rand der Plica ileocaecalis inf. seinen Höhepunkt erreicht: hier hört sie in einem Abstande von etwa $^1/_2$ cm vom Cäcum als freie Bildung auf (vgl. Fig. 22). Auf eine besondere Eigenschaft mag hauptsächlich hingewiesen werden, darauf nämlich, dass kein grösseres arterielles Gefäss in ihr verläuft. — Dies habe ich an allen drei Exemplaren beobachtet, welche ich untersuchen konnte [1]).

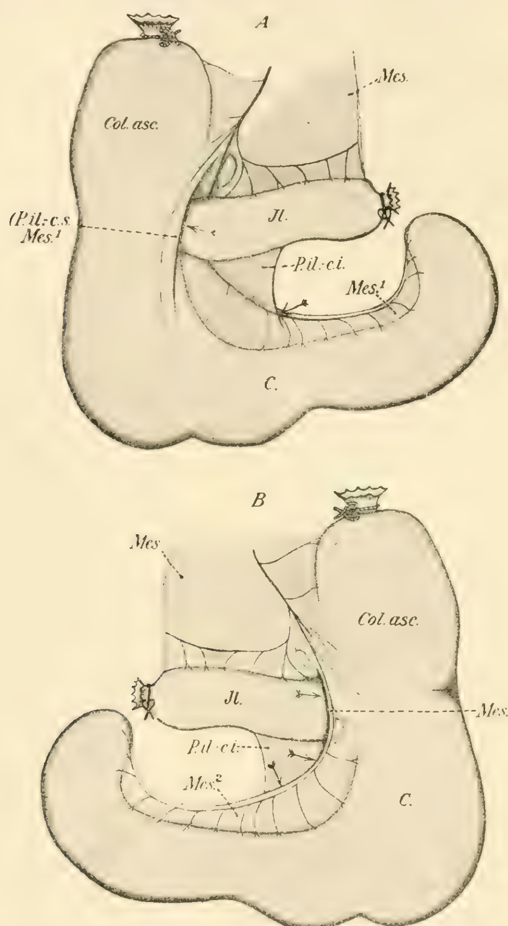
[1]) Beddard, Fr. E., kennt auch beim „Broad-nosed Lemur", Hapalemur simus wie bei den meisten Lemuriden die „anangious fold". Proc. of the Zool.

Das vordere Mesenteriolum ist verhältnismässig gut entwickelt als eine mässig vorspringende, ziemlich halbmondförmige Falte, welche die Eigentümlichkeit hat, sich relativ hoch über der Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm von dem Mesenterium abzulösen. Es läuft auf die vordere Cäcalwand aus, etwa 2 cm unterhalb vom unteren Rand des Dünndarmendes. Die in dem Mesenteriolum ant. liegende Art. ileo-caecalis ant. trägt nur mässiges Kaliber und zweigt ihre Äste auf der ventralen Seite des Cäcum aus, ohne irgendwelche Beziehungen zu der Plica ileo-caecalis inf. zu erwerben (wie bei Perodicticus potto oder Nycticebus tardigradus).

Umfangreicher ist demgegenüber die hintere Mesenteriolumbildung. Sie reicht bis zum blinden Ende des Cäcum und ist bis dahin als eine gut vorspringende Falte erkennbar; doch nicht etwa in dem Maasse, dass sie die Ansicht der Plica ileocaecalis inf. bei der Betrachtung von hinten her verdeckt. Letztere ist noch in einem weiten Dreiecke erkennbar (vgl. Fig. 23). Dicht oberhalb der Einmündungsstelle des Ileum vom Mesenterium sich ablösend, erreicht das Mesenteriolum die grösste Höhe (14 mm), etwa an der Stelle der Verengerung des Blinddarmes (am Übergang des proximalen zum mittleren Drittel). An dieser Stelle ungefähr beginnt auch die Verschmelzung desselben mit der Plica ileo-caecalis, von der eben die Rede war, und welche bis zu deren freiem Rande in zunehmenden Grade andauert. Die Art. ileo-caecalis post. ist

---

Soc. of London. 1901. Vol. 1. S. 126: „Im most Lemurs, the caecum is tied to the small intestine by a single anangious fold lying between two bloodvesselbearing folds, which run on to the large intestine. In Hapalemur griseus I found that the median anangious fold was absent, the two lateral folds were quite normal and like those of other Lemuroids. I suggested that the absence of this frenum might conceivably be connected with the shortened caecum of Hapalemur. It is clear that this explanation must fall to the ground, since in Hapalemur simus the caecum is of quite the same form, but it does possess the median anangious caecal frenum.“



Figg. 22 und 23. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileumi n den Dickdarm und am Cäcum bei Lemur mongoz (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. 1/2 Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Die Pfeile »→ zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

stärker als das entsprechende vordere Gefäss. Zahlreich sind die Äste, welche in ziemlich regelmässiger Reihe nach der hinteren Wand des Cäcum abgehen; doch in die Plica ileocaecalis inf. gehen ebensowenig besondere Gefässe wie von dem Mesenteriolum ant.

Der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) präsentiert sich als eine deutlich erkennbare Tasche, nach oben blind abgeschlossen an der Ablösungsstelle der vorderen Gefässfalte von der Vorderfläche des Mesenterium, distalwärts dagegen allmählich rinnenförmig auslaufend auf die Vorderfläche der Cäcumwandung. Die hintere Paries liefert wie stets im Falle ausgeprägter Gestaltung des Recessus ant., von oben nach unten gerechnet, das Mesenterium, die vordere Seite des Ileum und die ventrale Fläche des Blinddarmes, welch letztere auch zugleich den Grund abgibt. Ventral bildet selbstredend das Mesenteriolum ant. die abschliessende Wand. — Der Recessuseingang schaut nach unten und medialwärts.

Die Ausgestaltung des Recessus ileo-caecalis post. (inf.) ist eine viel vollständigere. Wie cranial, so ist auch caudal der Abschluss präzise, so dass eine grubenartige Vertiefung dadurch bedingt wird. Oben liefert der Abgang des Mesenteriolum post. von der dorsalen Fläche des Mesenterium die Abgrenzung, wie schon des öfteren beschrieben, unten dagegen die Verschmelzung der hinteren Gefässfalte mit der Plica ileocaecalis inf. Doch findet, wie oben gesagt, die Verklebung beider Peritoneumduplikaturen nicht in ganz vollständiger Weise statt, d. h. nicht in der ganzen Höhe des Zusammentreffens derselben, so dass der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) spaltförmig zwischen ihnen auf die ventrale Fläche des Mesenteriolum post. ausläuft (vgl. Fig. 22). Die Stelle ist durch den Pfeil markiert. Der Zugang zu dem Recessus schaut nach oben medial, direkt medial und vermittelst der eben charakterisierten Rinne auch medial- und distalwärts. Die hintere

Wand liefert, wie stets, die hintere Gefässfalte. Die vordere wird gebildet von der hinteren Fläche des Mesenterium im obersten Winkel, von der dorsalen Seite des Ileum und in weiter Ausdehnung von der Plica ileo-caecalis inf.

E. Tarsius (Textfigg. 24—26).

Auch bei dieser in so mancher Hinsicht grösstes Interesse bietenden Species ist das Prinzip der Anordnung der Peritoneumfalten in der Ileo-cäcal-Gegend, wie wir es eben für verschiedene Repräsentanten der Halbaffen beschrieben, vollkommen gewahrt. Dieser Erscheinung ist deshalb besondere Bedeutung beizumessen, weil ja die Lagerung des Blinddarmes in der Bauchhöhle eine ganz eigenartige ist. In Anbetracht der geringen Länge des Dickdarmes, welcher nur in der Form eines Colon descendens vorliegt — der quere und der aufsteigende Teil sind nicht zur Entwickelung gekommen —, befindet sich nämlich das Cäcum keineswegs nach rechts von der Medianlinie und eher in dem caudalen Abschnitt der Peritonealhöhle, sondern sein Zusammenhang mit dem Dickdarm ist vollkommen in der Mitte gelegen und zwar cranialwärts. Burmeister[1]) bildet in seiner Monographie über Tarsius spectrum das Cäcum ab als ein mehrfach gewundenes Hohlorgan, welches dem proximalen Ende des annähernd sagittal verlaufenden Dickdarms geradezu nach Art eines Schneckengehäuses aufgesetzt ist, so dass der blinde Pol vollkommen

[1]) Burmeister, H., Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. 1846. S. 122: Es „geht nun der Dünndarm in den Dickdarm über, nachdem er sich zu diesem Übergange durch allmähliche Erweiterung vorbereitet hat, und diese gemeinsame Erweiterung beschreibt unter dem Magen einen neuen Bogen, auf dem der lange, schneckenförmig gewundene, anfangs sehr weite, allmählich verengte Blinddarm so ruht, dass er genau in der Mitte aller Darmwindungen unmittelbar unter dem Magen liegt und zunächst vom Netz bedeckt wird. Von dieser Stelle steigt der Dickdarm in gerader Linie neben der linken Bauchwand hinab. . . .“

cranialwärts schaut (vgl. Fig. 24). Bläht man die Darmteile auf, so kommt man allerdings zu einem anderen Resultat. Es lässt sich nämlich auf diesem Wege das bei leerem Zustande in sich gefaltete Cäcum zu einem nur leicht gewellten, zunächst kopfwärts ziehenden, dann nach rechts und etwas caudal sich wendenden mit seinem Endteil scharf concav nach der Medianlinie zu eingebogenen Gebilde darstellen, von 31 mm Länge. Der Durchmesser seiner Lichtung nimmt von der Zusammen-



Fig. 24. Kopie aus H. Burmeister, Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. 1846. Tafel VI. Fig. 17. Übergang des Dünndarms in das Colon; Processus vermiformis. $^4/_5$ Originalgrösse.

hangstelle mit dem Dickdarm bis zum blinden Ende langsam ab, von 5 mm auf 3,5 mm. Mit dem Colon besteht also weiteste freie Communication, und von aussen her ist keinerlei besondere Absetzung wahrnehmbar. Auch im ganzen hat das Cäcum äusserlich die gleiche glatte Gestaltung wie der Dickdarm; Haustraformationen fehlen vollkommen.

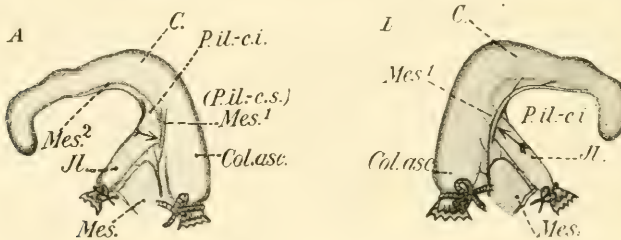
Wie die allgemeine Formgestaltung, so werden gleichfalls die serösen Faltenbildungen bei der Aufblähung der Darmteile ausserordentlich deutlich. Vor allen Dingen fällt zunächst das Mesenteriolum post. auf. In gewohnter Weise von der

hinteren Oberfläche des Mesenterium sich ablösend, begleitet er das Cäcum weithin bis zur Abbiegung des Endstückes. So bleibt dieser letzte 11 mm lange Abschnitt von der Bauchfellduplikatur frei, der seröse Überzug legt sich in ganzer Ausdehnung unmittelbar der Darmwand an. Am weitesten ist dagegen die Gefässfalte an der Stelle der Kreuzung mit dem Ileum bis zur Abbiegung des Blinddarmes nach rechts (siehe oben). Sie besitzt da eine maximale Höhe von 3 mm. Von dieser Stelle ab setzt eine langsame aber progressive Abnahme ein. In ihrem freien Rand befindet sich die Art. ileo-caecalis post., welche in ihrem Verlauf etwa 5 Äste an das Cäcum abgehen lässt, in verhältnismässig regelmässigem Abstand; der letzte Endteil des Hauptgefässes findet sich in direkter Anlagerung an die Darmwand.

Viel geringere Ausbildung kommt dem Mesenteriolum ant. zu. Dasselbe ist bloss als eine zarte, winzige Plica erkennbar, welche sich dicht unterhalb des Ileum — nicht cranialwärts von demselben infolge der eigentümlichen Lagerung des Blinddarmes — von der Vorderfläche des Mesenterium ablöst und in kurzem schrägem Verlauf über die ventrale Seite dieses letzteren hinwegzieht, dicht an der Einmündungsstelle in den Dickdarm, um alsbald in die Bauchfellhülle der Cäcalwand zu verstreichen. Die Höhe der Peritonealvortreibung beträgt an dem untersten Ende, wo sie noch maximal ist, kaum $1^1/_2$ mm. Natürlich ist auch das darin verlaufende arterielle Gefäss, die Art. ileo-caec. ant. von nur ganz schwachem Kaliber und lässt sich makroskopisch nicht weit über das obere Ende des Mesenteriolum ant. an der Vorderseite des Blinddarmes verfolgen.

Auch die dritte Komponente der Bauchfellduplikatur der Ileo-cäcal-Gegend fehlt nicht bei Tarsius, ungeachtet der besonderen Lagerungsverhältnisse. Es fällt die Plica ileo-caecalis sofort bei einiger sorgfältiger Betrachtung auf als eine kleine

dreieckige, zarte Platte, deren Zusammenhang mit der Serosa des Ileum gegenüber dem Mesenteriumansatz unzweideutig ist in einer Länge von 5 mm vom Ileo-cäcal-Winkel ab gerechnet. Sie hebt sich also seitlich etwas weiter von der Blinddarmwand ab als die hintere Gefässfalte, was besonders bei der Ansicht von hinten (vgl. Fig. 26) gut erkennbar werden kann. Ihre Anheftung an dem medialen Rand des Cäcum hat annähernd die gleiche Dimension; der freie Rand ist leicht nach rechts



Figg. 25 und 26. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Tarsius (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.
Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

concav ausgeschnitten. Im ganzen ist das Peritoneumdoppelblatt gefässlos: Es war mir nicht möglich, irgendwelche grössere arterielle Zweige (bzw. venöse) in ihr zu verfolgen, obgleich ein gewisser Zusammenhang mit dem Mesenteriolum post. an dem oberen Zipfel der Falte nachweisbar war. Auch von der Art. ileo-caecalis ant. ging kein Ast in dieselbe.

Bei der eigentümlichen Lagerung des Blinddarmes als Ganzes haben natürlich auch die Recessus ileo-caecales eigentümliche Orientierung. Was zunächst ihre besondere Gestaltung angeht, so ist die vordere Vertiefung nur als seichte Rinne vertreten in Anbetracht der geringen Entwickelung der vorderen Wandung, des Mesenteriolum ant. An der Bildung der hinteren Paries nehmen das Mesenterium und die Plica ileo-caecalis inf. kaum Anteil; die vordere Ileumwand ist dabei allein praktisch beteiligt. Der Recessus selbst, dessen Grund eine mediale Randzone des Cäcum bildet, ist caudalwärts stumpf abgeschlossen, nach oben läuft er auf die Vorderfläche des Blinddarmes aus. Er ist von rechts und cranial her zugänglich.

Eine bessere Ausgestaltung zeichnet den Recessus ileocaecalis post. (inf.) aus; die hintere Wand, das Mesenteriolum post., ist ja relativ bedeutend entwickelt. Auch ist der Abschluss ein vollständigerer, nicht allein an der Ablösungsstelle genannter Falte von dem Mesenterium, sondern auch oben durch die Verlötung mit der Plica ileo-caecalis inf. Diese bildet zu einem grossen Teil die vordere Wandung des Recessus ileo-caecalis post. (inf.), an deren Bildung noch die Hinterfläche des Ileum und auf kurzer Zone das Mesenterium beteiligt sind. Der Zugang in die Bauchfellvertiefung ist von rechts her möglich und zwar von cranial und caudal.

9. Arctopitheci.

Material: Hapale jacchus (1 Exemplar, Erwachsener).

Hapale jacchus (Textfigg. 27 und 28).

Die ganze Bildung des Cäcum, seine äusseren Formen und die mit ihm in engem Connex stehenden Peritonealfalten sind den Zuständen, welchen wir bei Perodicticus potto begegnen, vollkommen ähnlich[1]), bis zu einem gewissen Grade

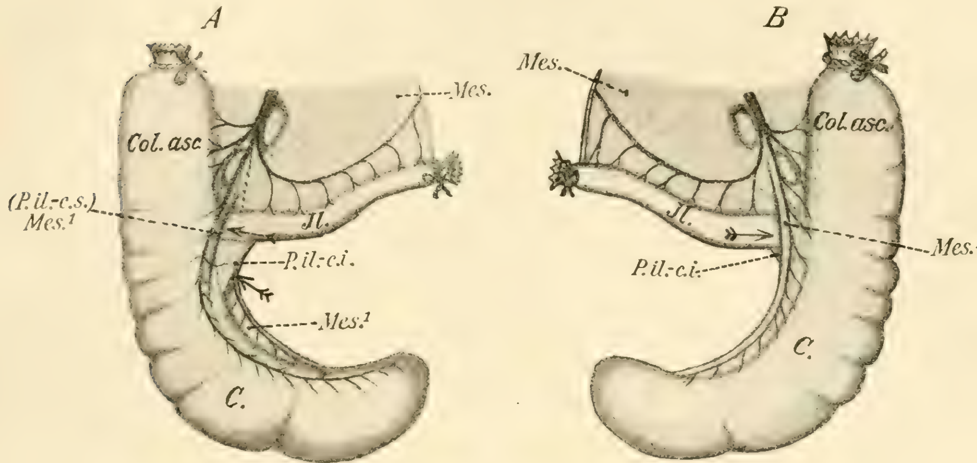
[1]) Nach E. Muthmann, l. c., S. 73 hat Hapale jacchus ein 7 cm langes Cäcum, dasselbe ist „leicht gekrümmt, Wand glatt“.

vollkommen wesensgleich. 46 mm lang, ist der Blinddarm ebenso gebaut wie der aufsteigende Teil des Colon. Die Weite der Lichtung bildet auch keinen Unterschied; nur in dem allerletzten stumpfen Ende setzt eine gewisse Abnahme ein, von 13 mm auf 6 mm.

Die Plica ileo-caecalis inf. hat genau die Form eines rechtwinkligen Dreiecks mit dem rechten Winkel an der Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm. Die obere Seite, welche sich von dem Bauchfellüberzug des Dünndarmes gegenüber dem Mesenteriumansatz ablöst, ist bloss 6 mm gross. Die Verbindung mit dem Cäcum erscheint etwas länger, 7,5 mm; der freie mediale Rand präsentiert sich in aufgeblasenem Zustand der Darmteile geradlinig (wie bei Perodicticus potto und Nycticebus tardigr.). Selbständig nach jeder Seite gegenüber den Mesenteriola, erhält die Plica ileo-caecalis inf. gleichsam nur zur eigenen Ernährung ein kleinstes arterielles Gefäss aus der Art. ileo-caecalis ant., welches nur auf kurzer Strecke in der Bauchfellduplikatur makroskopisch verfolgbar ist und in unserem Exemplar jedenfalls weder das Ileum, noch den freien medialen Faltenrand erreicht.

Gut erkennbar ist das Mesenteriolum ant. als ein allseitig gut und präzis sich abhebendes Serosadoppelblatt, welches sich von der Vorderfläche des Mesenterium ablöst, im Winkel zwischen Ileum und Colon ascendens. Es zieht dasselbe schräg lateral- und distalwärts über den Endteil des Dünndarmes, um sich alsbald in den Peritoneumüberzug des Cäcum zu verlieren, kurz distalwärts vom unteren Winkel der Plica ileo-caecalis inf. Die Art. ileo-caecalis ant., welche als ein kräftiger Blutleiter sich darstellt, geht demgegenüber viel weiter. Bis zum stumpfen Ende des Blinddarmes ist sie verfolgbar: Anfangs in dem medialen Rande des Mesenteriolum ant. gelegen, findet sie sich, nach Verstreichen desselben, der Darmwand medialwärts angelagert. Zahlreich sind die Zweige, welche

in regelmässigen Abständen von einigen Millimetern lateralwärts und auch nach innen zu von ihr abgehen, unter denen der eine etwas weiter gelangt (wie erwähnt), in die Plica ileo-



Figg. 27 und 28. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Hapale jacchus (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.

A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.

Die Pfeile → zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

caecalis. Zu notieren ist weiterhin besonders eine Anastomose mit einem Endaste der A. ileo-caecalis post. etwas (über einem Zentimeter) proximalwärts von dem blinden Ende des Cäcum.

Ebenso selbständig wie das Mesenteriolum ant. ist auch die entsprechende dorsale Bauchfellduplikatur; dabei stärker,

doch in keiner Weise übermässig ausgezogen, distalwärts spitz zulaufend, im ganzen sichelförmig gestaltet, reicht dieselbe auch viel weiter distalwärts bis zu einem Punkte, 1 cm proximal von dem stumpfen Ende des Blinddarmes. Der Umstand, dass das Mesenteriolum post. absolut genommen nicht besonders mächtig ist, hat auch zur Folge, dass bei der Ansicht von hinten die Plica ileo-caecalis inf. mit ihrem medialen oberen Winkel noch erkennbar ist (vgl. Fig. 28). Die Art. ileo-caecalis post. ist nicht besonders stark ausgeprägt. Gegenüber dem homologen vorderen Gefäss ist sie im Rückstand, was auch bedingt, dass sie nicht bis zum äussersten Pole des Cäcum zu verfolgen ist, sondern mit dem Verstreichen des Mesenteriolum post. aufhört, und wie gesagt in anastomotische Verbindung tritt mit der erwähnten Arterie. Die Versorgungsäste an der hinteren Seite des Blinddarmes sind immerhin sehr zahlreich und lösen sich in regelmässigen Zwischenräumen von dem Hauptstamm ab.

Der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) ist wie immer von unten und medial zugänglich. Proximal blind abgeschlossen an der Ablösungsstelle des Mesenteriolum ant. von der Vorderfläche des Mesenterium, läuft er rinnenförmig aus auf der vorderen medialen Cäcalwand. Die Paries anterior wird in gewöhnlicher Art von der vorderen Gefässfalte gebildet; an der Formation der hinteren beteiligen sich: das Mesenterium (vordere Fläche), die ventrale Wand des Ileum, die laterale obere Partie der Plica ileo-caecalis inf., schliesslich die ventrale Fläche des Blinddarmes.

In ganz der gleichen Art ist der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) gebildet, nur mit dem Unterschiede, dass die drei zunächst genannten Gebilde, das Mesenterium (hintere Fläche), das Ileum (dorsale Wand) und die Plica ileo-caecalis (ebenfalls hintere Seite) die ventrale Wandung abgeben und zwar in ausgiebiger Beteiligung. Die dorsale Wand bildet das Mesen-

teriolum post. Auch der Recessus ileo-caecalis post. ist bloss nach oben abgeschlossen an der Ablösungsstelle der hinteren Gefässfalte von dem Mesenterium. Distalwärts läuft er genau wie der vordere rinnenförmig auf die mediale Randzone des Ileum aus. So ist er wie der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) von innen und unten zugänglich.

10. Katarrhinen.

Material: Macacus cynomolgus (4 Exemplare, Feten verschiedener Grösse) Semnopithecus ursinus (1 Exemplar, Fetus); Pithecus inuus (2 Exemplare Feten); Cercopithecus mona [Mona mona] (1 Exemplar, ausgewachsen); Cynocephalus leucophaeus [Mormon leucophaeus] (1 Exemplar, ausgewachsen).

Die Gestaltung und Länge des Cäcum bei den Katarrhinen dürfte ein Punkt in der Morphologie der Primaten sein, welcher vom Standpunkte der Phylogenie dieser höchsten Mammalien von altersher von grösstem Interesse war: Es fiel im besonderen gegenüber den anthropoiden Formen (vgl. unten) der Mangel der Differenzierung eines Processus vermiformis an dem Blinddarm auf.

A. Cercopithecus mona (Textfigg. 29—33).

Bei Cercopithecus mona (Mona mona) beträgt die Länge des Cäcum, welches ebensowenig wie das Colon ascendens an der hinteren Bauchwand befestigt ist, 37 mm. Dasselbe ist in seinem makroskopischen Aufbau völlig dem Colon ähnlich, mit weitester Lichtung versehen, welche durch das Vorhandensein eines besonders stark ausgeprägten Haustrum speziell charakterisiert ist [1]). Das stumpfe Ende scheint nur wenig verengt und hört ziemlich plötzlich auf, mit einer nur wenig, kaum vorspringenden medialwärts gerichteten schärferen Spitze, in welche die präzis hervortretenden Tänien auslaufen. Nach

[1]) Nach E. Muthmann, l. c., S. 73 ist das Cäcum bei Cercopithecus sabaeus 5 cm lang, ist nach dem Dünndarm etwas abgebogen, zeigt Tänien und Haustra, „mit stumpfer Spitze endend".

Owen[1]) ist allerdings bei geringer allgemeiner Entfaltung eine stärkere Verengerung am stumpfen Pole nachweisbar bei Cercopithecus sabaeus, während im übrigen die ganze Anlage stark ausgeweitet erscheint. Ähnliches berichten Broca und Fromont[2]).

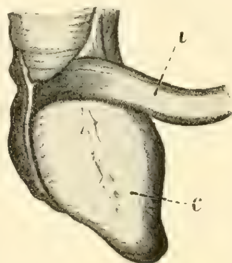


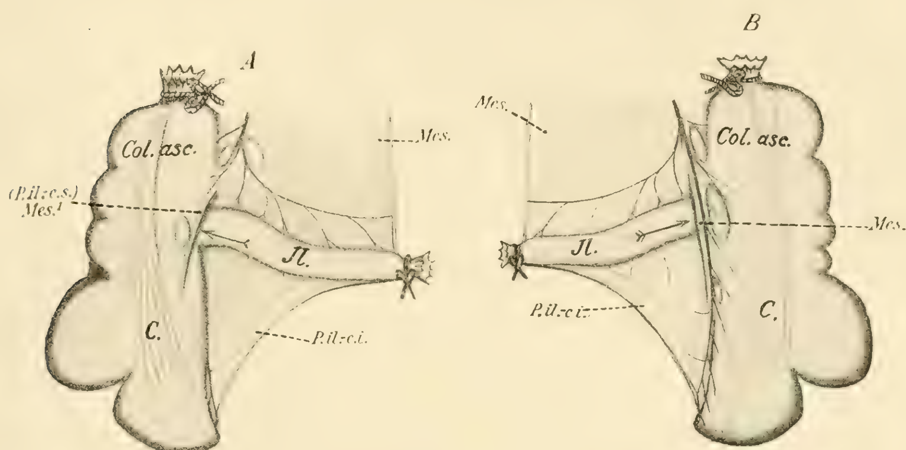
Fig. 29. Kopie aus R. Owen, On the anatomy of vertebrates. Vol. III Mammals. 1868. Fig. 330. Caecum, Cercopithecus sabaeus. $^1/_1$ Originalgrösse. i = Ileum; c = Caecum.

Bis zu dieser Stelle reicht auch eine Peritonealduplikatur, welche einerseits vom freien Rand des Ileum gegenüber dem

[1]) Owen, R., l. c., S. 433: „The caecum in Catarrhines is always shorter than in Platyrrhines, is usually wider and more or less sacculated. In some species of Cercopithecus it is puckered up by four longitudinal bands, of which three are continued along the colon: in most the caecum is more conical in shape than in Macacus, the apex being narrower and more prolonged."

[2]) Nach Broca, L'ordre des Primates, Parallèle anatomique de l'homme et des singes. Bull. de la soc. d'anthrop. de Paris. T. IV. 1869. S. 343, ist bei Cercopithecus sabaeus am unteren Ende des Blinddarmes eine breitbasige Vorbuchtung zu erkennen, welche das erste Rudiment des Processus vermiformis ist: „Chez ce cercopithèque (Cercopithecus sabaeus ist gemeint), la partie inférieure du caecum est surmontée d'une bosselure à large base, que l'on peut considérer comme le premier rudiment d'un appendice caecal." H. Ph. Fromont scheint genau derselben Ansicht Ausdruck zu verleihen, wenn er sagt, die „disposition de l'appendice iléo-caecal chez l'orang et chez le foetus humain est en outre la transition à la forme que revêt le caecum de la guenon (Cercopithecus sabaeus), qui présente à sa partie inférieure une bosselure que l'on peut considérer comme le premier rudiment d'un appendice iléo-caecal qui n'apparaît pour la première fois que chez les Primates supérieurs, mais qui n'est pas spécial à l'homme ainsi qu'on a pu le dire à tort." Contribution à l'anatomie topographique de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif. Thèse de Lille. 1890. S. 14.

Mesenteriumansatz in einer Länge von 31 mm sich abhebt und andererseits den Blinddarm an der medialen Seite erreicht. Danach ist die Bildung im ganzen genommen von grosser Entfaltung. Ihr freier 39 mm langer Rand schaut in leicht concav



Figg. 30 und 31. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Cercopithecus mona (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^4/_5$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.
Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

ausgeschnittenem Bogen nach der Medianlinie. Trotz all dieser Kriterien, welche wir von früher her kennen, ist die Homologisierung der beschriebenen Falte nicht ohne weiteres a priori, besser gesagt einwandfrei gegeben, insofern als sie sich nicht

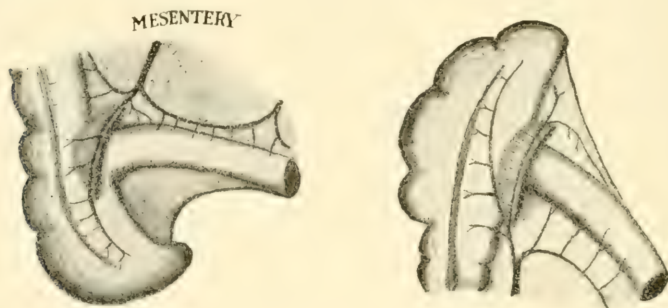
völlig selbständig präsentiert. Nach den Anheftungen käme dem Bauchfelldoppelblatt allerdings die Bezeichnung Plica ileocaecalis inf. unentwegt zu; doch wird dadurch, dass sich distalwärts eine Verschmelzung mit der hinteren Gefässfalte entwickelt, bei der ersten Betrachtung eine gewisse Unsicherheit für die Gleichstellung bedingt.

Das Mesenteriolum post. löst sich kurz oberhalb des Ileum, dicht im Winkel zwischen der Einmündung dieses letzteren in den Dickdarm von der Hinterfläche des Mesenterium ab. Es überzieht die dorsale Seite des Dünndarmes, derselben ganz eng angelagert, und kommt danach, sich mehr und mehr verschmälernd, in sehr engen Kontakt mit der Plica ileo-caecalis inf., so dass schliesslich eine völlige Verlötung mit ihr etwa 2 cm proximal von dem stumpfen Ende des Cäcum stattfindet, und dass die Gefässe, die Endäste der Art. ileo-caecalis, in dem nunmehr einheitlichen serösen Blatt weiterziehen. Treves bildet genau dieselbe Verschmelzung ab für Cercopithecus fuliginosus. — Die Gefässverteilung ist allerdings nicht völlig unseren Befunden homolog. — Nach dem ganzen Aufbau des Mesenteriolum post., welches, soweit es selbständig ist, ausserordentlich schmal erscheint gegenüber der breiten Anlage der Plica ileo-caecalis inf., hat es ohne weiteres den Anschein, dass es, in dem vorliegenden Falle, diese letzte Duplikatur ist, welche distalwärts die Führung der Gefässe — offenbar durch sekundäre Formation verändert — übernimmt, ähnlich wie bei Didelphys virg., bei Sciurus vulgaris und bei Galago Garnetti; dass in anderen Worten die Art. ileocaecalis post. der bereits vorhandenen, primitiv unabhängig entstandenen Plica ileo-caecalis inf. zur Erreichung ihrer Endbezirke sich einfach anlehnt, und dass nicht etwa umgekehrt von der Anlötungsstelle der beiden Bauchfellduplikaturen ab die ganze peritoneale Formation dem Mesenteriolum post. ausschliesslich zugute käme, welche dann rein äusserlich auf

gleiche Stufe zu stellen wäre mit der vom freien Rand des Ileum sich ablösenden Plica ileo-caecalis inf., in welche proximal ein unmittelbarer Übergang, wie geschildert, stattfindet. Auf welchem Wege und auf welcher Grundlage im einzelnen der Verschmelzungsprozess vor sich geht, ist allerdings eine Frage für sich. Man möchte annehmen zur primären Aufnahme von Gefässen in die Plica ileo-caecalis inf. Dass dies mit Bestimmtheit nicht der Grund sein kann, erhellt schon aus dem Umstand, dass wir kleinste Gefässe aus dem Mesenteriolum ant. in die Plica ileo-caecalis inf. eintreten sahen (bei Perodicticus potto, bei Hapale jacchus), wo völlige gegenseitige Unabhängigkeit der einzelnen Bauchfellfalten vorlag, und dass andererseits Fälle von Verlötung des Mesenteriolum post. mit der Plica ileo-caecalis inf. bestehen, ohne dass Gefässe in den oberen Abschnitt dieser letzteren Falte, proximal von der Verschmelzung, nachweisbar wären (Lemur mongoz). Es mag vielmehr für den speziellen Fall bei Cercopithecus mona mit der absoluten Grösse der Plica ileo-caecalis in näherem Connex stehen und weiterhin in der Richtung der Längsachse des Cäcum begründet sein. Indem dieselbe völlig übereinstimmt mit der Längsrichtung des Colon, liegt kein Grund vor zu einer stärkeren Faltenablösung des Peritoneum. Es würde durch eine derartige Abhebung der einzuschlagende Weg nicht verkürzt, sondern im Gegenteil verlängert werden. Es verstreicht vielmehr, wie wir sehen, das Mesenteriolum post. in distaler Richtung nach und nach; es kommt die Art. ileo-caecalis post. schliesslich der Darmwand medial ganz nahe und lagert sich dadurch der weit distalwärts sich ausdehnenden Plica ileo-caecalis inf. an, mit welcher sie sich bis zum stumpfen Pole des Cäcum verfolgen lässt. Allerdings gehen dabei auch zarte Äste in die Peritoneum-Duplikatur hinein, selbst ein ganz kleiner Ramus in ihren freien Rand, ganz ähnlich wie es Treves bei Cercopithecus fuliginosus ab-

bildet (vgl. Fig. 33), doch können unmöglich diese unscheinbaren Blutleiter die Bildung der Falte bedingen, zumal wir Fälle vorfinden, wo solche in der Plica ileo-caecalis inf. vollkommen fehlen. An sich ist die Art. ileo-caecalis post. relativ stark, und zahlreich gehen in regelmässigen engen Abständen Zweige an den Blinddarm ab.

Das ventrale Hauptgefäss ist relativ viel schwächer und reicht nur wenig weit unterhalb der Einmündung des Ileum herab. Nur ganz zarte Äste werden an die nächste Umgebung abgegeben. (Nach Treves, vgl. Fig. 32, ist es bei Cerco-



Figg. 32 und 33. Kopien aus Fr. Treves, Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. Lect. III. Fig. 15a und b. Mangabey monkey. The British Med. Journal. 1885. Vol. I. S. 528. $^1/_1$ Originalgrösse.

pithecus fuliginosus relativ stärker.) Dementsprechend ist das Mesenteriolum ant. auch nur schwach entwickelt. Nach Ablösung von der vorderen Fläche des Mesenterium, dicht im Winkel zwischen Dünn- und Dickdarm, zieht es sehr schräg distalwärts und nach lateral und verschwindet alsbald jenseits vom Ileum in der vorderen Cäcalwand.

So ist auch der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.), welcher diese Plica wie immer zur vorderen Wand hat, nur sehr seicht: oben abgeschlossen an der Ablösungsstelle der Falten, läuft er in Form einer Rinne auf die mediale Oberfläche des Blinddarmes aus; ist also von medial und unten her zugänglich.

Die dorsale Paries der Bauchfellvertiefung bildet das Mesenterium, das Ileum und der mediale obere Rand des Cäcum.

Weit besser abgegrenzt erscheint der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) insofern, als sowohl cranial als caudal durch den Zusammenhang der hinteren Gefässfalte mit dem Mesenterium und der Plica ileo-caecalis inf. ein präziser Abschluss geschaffen ist. Im ganzen genommen ist er nicht sehr tief, wie aus der Textfig. 31 ohne weiteres zu entnehmen ist, was ja mit dem wenig starken Vortreten der hinteren Gefässfalte, der dorsalen Wandung unmittelbar zusammenhängt. Ventral ist der Abschluss mehr komplexer Natur; von oben nach unten nehmen daran teil die hintere Fläche des Mesenterium, das Ileum und die Plica ileo-caecalis inf. Der Eingang in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) schaut medialwärts.

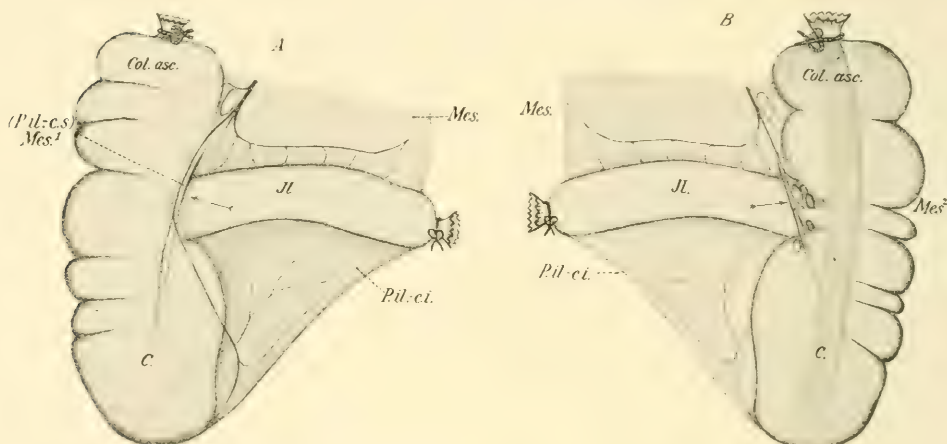
B. Cynocephalus leucophaeus (Textfigg. 34 und 35).

Dass aber die für Cercopithecus mona geschilderten Verhältnisse nicht allgemein Geltung haben für sämtliche Species der Ordnung, mag unverzüglich hier vermerkt werden. Prinzipiell ist natürlich an der Gesamtanordnung nichts geändert. Wir können aber daraus ersehen, wie die einzelnen Peritoneumfaltenbildungen in der Umgebung des Blinddarmes sich gegenseitig ergänzen, ausgleichen können.

Was zunächst das Cäcum als solches angeht, sei nur kurz erwähnt, dass es vollkommen den Aufbautypus des Colon wiederholt. Scharf abgegrenzte Haustra grösseren und kleineren Volumens in der ganzen Länge an dem lateralen Rand; an der medialen Seite dagegen glatte Oberfläche. Die Gesamtlänge beträgt 56 mm [1]). Dabei ist die Weite relativ sehr be-

[1]) Für Cynocephalus anubis gibt W. H. Flower, l. c., S. 453 folgendes an: „The caecum is three inches long, obtusely conical; the true apex (as indicated by the disposition of muscular bands which centre in it) is terminal, but it is not constricted or lengthened out into an appendix vermiformis.“ — Nach E. Muthmann, l. c., S. 73 beträgt die Länge des Cäcum 6 mm bei Cynocephalus. Es verhält sich im übrigen wie bei Cercopithecus sabaeus.

trächtlich, übertrifft selbst noch diejenige des sich anschliessenden Dickdarms, durch leichte ampullenartige Auftreibung, unterhalb der Einmündungsstelle des Ileum. Bloss nach dem stumpfen Pole zu ist eine gewisse Verengerung notierbar, welche aber nicht zu einer so ausgeprägten Zuspitzung führt wie bei Cercopithecus mona. Auch ist bei Cynocephalus leucophaeus die Längsachserichtung des Blinddarmes nicht identisch mit derjenigen des Colon ascendens,



Figg. 34 und 35. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Cynocephalus leucophaeus (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_2$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
Die Bezeichnungen sind dieselben wie in den Figg. 30 und 31.

sondern in stumpfem, medialwärts offenem Winkel abgeknickt. Dementsprechend ist auch die Valvula Bauhini hier eine viel ausgedehntere als dort (Toldt).

Wie oben beschrieben, ist auch bei Cynocephalus leucophaeus die Plica ileo-caec. inf. in sehr ausgesprochener Entwickelung vertreten. Mit ihrer Anheftung am Cäcum reicht sie bis zu dessen blindem Ende. Die Befestigung am freien Rande des Ileum gegenüber dem Mesenteriumansatz umfasst

eine Länge von 62 mm. Der freie mediale Rand ist bloss ganz leicht concav ausgebogen. Nach allen Seiten selbständig, contrastiert diese Peritoneumduplikatur ausserordentlich gegenüber den beiden Gefässfaltenbildungen, welche ausserordentlich reduziert erscheinen. So ist denn auch die Gesamtanordnung der Bauchfellverbindungen des Blinddarmes eine viel übersichtlichere als bei Cercopithecus mona. Auch kann über die morphologische Gleichstellung der unteren Faltenbildung mit einer Plica ileo-caecalis inf. in keiner Weise ein Zweifel bestehen und zwar hinsichtlich der Totalität derselben.

Das sehr kleine hintere Mesenteriolum tritt nur wenig medialwärts vor. Nach der Loslösung von dem Mesenterium (dem hinteren Blatt) begibt es sich alsbald in schräg nach rechts und distal gerichtetem Verlauf über die dorsale Seite des Ileum auf die hintere Oberfläche der Cäcumwand. Hand in Hand damit ist auch die in der Gefässfalte sich vorfindende Art. ileo-caecalis post. relativ klein und gibt nur dünne Äste ab nach der Hinterfläche des Blinddarmes, etwa im Gebiet der proximalen Hälfte desselben.

Umgekehrt wie bei Cercopithecus mona ist hier die vordere Arterie die stärkere; diese übernimmt in grösserem Maassstabe die Cäcumversorgung, die ganze vordere und die dorsale untere Partie. Sie ist aber noch in anderer Weise von Bedeutung. Wir können nämlich ohne weiteres erkennen, dass ein stärkerer Arterienast, von welchem sich in der Hauptsache die hinteren Abzweigungen ablösen, auf einer gewissen Strecke in der Plica ileo-caecalis verläuft. Wie die Textfig. 34 zeigt, trennt sich nämlich von der Art. ileo-caecalis ant. noch während ihres Weges in der vorderen Gefässfalte über dem Ileum ein stärkerer Stamm ab, welcher schräg medial und distal über die ventrale Blinddarmwand herabzieht, auf die Plica ileo-caecalis tritt und von hier aus sowohl nach dem Cäcum als in die Falte selbst Ramifikationen abgehen lässt. Bis nach dem Ileum lassen sie

sich makroskopisch allerdings nicht verfolgen, auch sind nicht unmittelbar in dem freien Rande der Serosaduplikatur stärkere arterielle Zweige und Gefässe überhaupt erkennbar — kleinere Ästchen kommen allerdings wohl vor. Während also bei Cercopithecus mona die Plica ileo-caecalis inf. die Führerin von Ästen der Art. ileo-caecalis post. ist, sehen wir, wie sie bei Cynocephalus leucophaeus die Leitung von Arterien aus dem ventralen Hauptgefäss übernimmt. In beiden Fällen ist im übrigen die Anlage der Peritoneumfalte im Prinzip völlig gleich, so dass von einem causalen Zusammenhang hinsichtlich der Entstehung derselben und der Gefässverteilung kaum die Rede sein kann: Es müssten ja sonst wohl irgendwelche Differenzen zu erwarten sein, je nachdem ob die Abzweigung von der vorderen oder von der hinteren Gefässfalte entstammt. Trotzdem dass das Mesenteriolum ant. die stärkere Arterie führt, ist es nicht bedeutsam in der Entwickelung. In dem Winkel zwischen Colon ascendens und Ileum von der Vorderseite des Mesenterium sich ablösend, zieht die Peritoneumduplikatur nach rechts schräg herab über die ventrale Fläche des Ileum nach dem Blinddarm zu und verstreicht alsbald in der Vorderwand desselben.

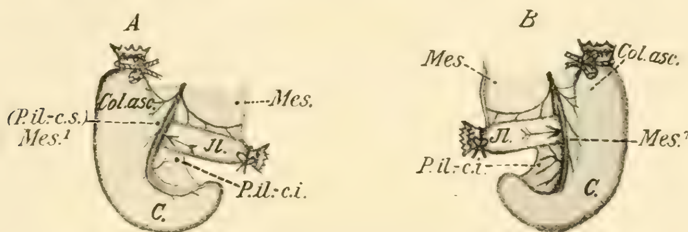
So ist der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) von keiner nennenswerten Entfaltung. Im ganzen ist er rinnenförmig, seicht und nur nach oben zu abgeschlossen. Seine Hinterwand bildet das vordere Blatt des Mesenterium, das Ileum und die ventrale Seite des Cäcum, welch letzteres auch den Grund abgibt. Der Zugang in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) erfolgt von unten und medial.

Von ganz gleicher Gestaltung ist die hintere (untere) Bauchfellvertiefung, nur mit dem Unterschiede, dass die vordere Wand von Mesenterium, Ileum (hintere Seite) und Cäcum (dorsale Fläche) dargestellt wird. Die hintere Wandung in Gestalt des Mesenteriolum post. springt allerdings etwas mehr

vor, doch die ganze Formation, die rinnenförmige Gestaltung, der Boden, der Zugang von medial und unten, alles ist sonst vollkommen identisch.

C. Macacus cynomolgus (Textfigg. 36 und 37).

Dass auch im embryonalen Zustand die Plica ileo-caecalis inf. die mächtigste Entfaltung gegenüber von den Gefässfalten besitzt, zeigt uns der Befund bei Macacus cynomolgus. Das



Figg. 36 und 37. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Macacus cynomolgus (Fetus). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
Die Bezeichnungen sind dieselben wie in den Figg. 30 und 31 und in den Figg. 34 und 35.

Exemplar weiblichen Geschlechts war 175 mm gross (Glabella—Schwanzwurzel). Dem glattwandigen Colon schliesst sich unterhalb der Dünndarmeinmündung ein gleichgeartetes weites Cäcum an, welches, 21 mm lang, sich unter progressiver Einbusse des Querdurchmessers medialwärts nach dem Ileum zu stark concav einbiegt[1]). Von 8 mm bei der Zusammenflussstelle mit dem Colon sinkt dasselbe auf 3,5 mm am stumpfen Pol herab.

[1]) Flower, W. H., hat demgegenüber eine mehr plötzliche Absetzung des letzten Endstückes des Cäcum beobachtet bei einem jugendlichen Exemplar von Cynocephalus hamadryas — allerdings in Gestalt individueller Variation. l. c., S. 453: „I have seen, in a young Cynocephalus hamadryas, the terminal portion of the caecum suddenly constricted an forming a kind of appendix; but these are cases of individual variation, approaching the condition characteristic of the higher family of Simiidae." Beim ausgewachsenen Macacus rhesus

In einer Ausdehnung von 5,5 mm von dem Ileo-cäcal-Winkel gemessen erhebt sich die Plica ileo-caecalis inf. von dem freien Rand des Dünndarmes gegenüber dem Mesenteriumansatz und erreicht den medialen Rand des Cäcum. Nur das blinde Ende wird frei gelassen auf eine Ausdehnung von etwa 3 mm. Der freie Rand der Bauchfellduplikatur ist leicht concav ausgehöhlt. Es besteht volle Unabhängigkeit in ganzer Ausdehnung von seiten der beiden Gefässfalten; keinerlei Verklebung liegt vor.

Unter diesen ist die hintere die ausgeprägtere. In gewöhnlicher Weise von der hinteren Fläche des Mesenterium sich ablösend, erreicht sie eine maximale Höhe von 3 mm, ist also relativ stärker entwickelt als beim ausgewachsenen Exemplar der Gattung Cercopithecus. Sie erreicht aber auch hier bei weitem nicht das freie Blinddarmende. Ihr Ansatz hört weit früher auf als derjenige der Plica ileo-caecalis inf., wie ein Blick auf Textfig. 37 ergibt: in einem Abstand von ca. 1 cm von genannter Stelle. Darüber hinaus ist auch das im freien Rande sich befindende Gefäss makroskopisch nicht verfolgbar, so dass die Versorgung des Cäcum-Endstückes von der Art. ileo-coecalis ant. erfolgt.

Diese hat also auch bei Macacus cynom. im fetalen Zustande das stärkere Kaliber. Nichtsdestoweniger ist das sie führende Mesenteriolum ant. nicht besonders mächtig ausgebildet. Bald unterhalb der Einmündung des Ileum in den Dickdarm verstreicht sie in den Serosa-Überzug des Cäcum. Nicht zu übersehen ist nun weiterhin, dass ein schwächerer Gefässast auch in die Plica ileo-caecalis inf. gelangt; doch ist es in

ist nach E. Muthmann, l. c., S. 73 das Cäcum 5 cm lang. Es zeigt im übrigen die gleiche Gestaltung wie bei Cercopithecus sabaeus und Cynocephalus (vgl. oben). Interessant ist, dass Weinberg unter 19 Exemplaren von Macacus sinicus und ebenso vielen Vertretern der Species Macacus cynomolgus je 2 mal einen Appendix antraf. De l'existence de l'appendice, chez les singes inférieurs. Compt. rend. hebdomad. des séances de la soc. de biol. T. 60. 1906. S. 844.

diesem Falle nicht wie bei Cynocephalus leucophaeus der Hauptstamm, sondern nur ein seitlicher Zweig, welcher etwa in der Mitte der Höhe des Bauchfelldoppelblattes sich in ihr nach allen Richtungen ausbreitet, wie wir dies etwa bei Nycticebus tardigradus fanden, und der während seines mehr quer verlaufenden Überganges von der vorderen Gefässfalte in die Plica ileo-caecalis inf. keine besondere Peritoneumabhebung bedingt. Ein besonderer Verlauf in dem freien Faltenrand ist nicht nachweisbar, ebenso sind auch keine makroskopischen Gefässe bis an das Ileum verfolgbar.

Der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) ist genau so beschaffen wie bei Cynocephalus leucoph. beschrieben. Im ganzen eher etwas weniger seicht.

Dasselbe gilt für die hintere (untere) Bauchfelleinsenkung in etwas erhöhtem Masse, in Anbetracht der stärkeren Ausbildung der hinteren Wandung (Mesenteriolum post.). So wird denn auch die Paries ant. in erhöhtem Masse von der Plica ileo-caecalis inf. gebildet und die hintere Cäcalwand ist ausgeschaltet (vgl. Fig. 37). Letztere bildet mit ihrer medialen Randzone den Boden des Recessus, der im übrigen nach unten rinnenförmig ausläuft (genau wie bei Cynocephalus leucoph.).

Im folgenden, in der Tabelle I, gebe ich nun noch eine kurze Zusammenstellung der wichtigsten Feststellungen an den Peritoneum-Verbindungen in der Ileo-cäcal-Gegend, zugleich mit der Bestimmung der Länge und Gestaltung des Blinddarmes bei einigen weiteren Feten der Gattungen Macacus, Semnopithecus, Inuus.

11. Platyrrhinen.

Material: Ateles Geoff. (1 Exemplar, ausgewachsen); Cebus capucinus (1 Exemplar, ausgewachsen).

Ein ganz differentes Bild von der Gestaltung des Cäcum und seiner Peritonealverbindungen liefern uns die Platyrrhinen,

Tabelle

Tabellarische Übersicht über die Peritoneumverbindungen in der Ileo-
Macacus Semnopithecus und Inuus — zugleich

Lauf. Nummer	Gattung	Species	Geschlecht	Länge (Glabella-steiss)	Cäcum		Plica ileo-	
					Länge	Gestaltung	Gestaltung	Gefässführung
1			♀	10,7 cm	6 mm[1])			
2	Macacus	cynomolgus	♀	15,4 cm	7 mm	gegenüber dem Colon ascendens erweitert im Anfangsteil, nicht verengert; mit dem blind. Ende medialwärts umgebogen	sehr gross	ohne
3			♂	19,5 cm	8 mm		ausserordentlich deutlich	ohne grössere (makros.) Gefässe
4	Semnopithecus	ursinus	♀	12,1 cm	9 mm	langgezogen — etwas verengert gegenüber dem Colondurchm.; mit dem blinden Ende medial- u. proximalwärts umgebogen		ohne
5			♀	17.7 cm	7 mm		sehr gross	
6	Inuus	inuus	♀	22,8 cm	13 mm	gegenüber dem Colon ascendens erweitert, nicht verengert; mit d. blinden Ende medialwärts umgebogen		nur kleinste Gefässe

[1]) Die Maasse sind sämtlich an den Präparaten ohne Aufblähung der Darm-

I.

cäcalgegend und über die Recessus ileo-caecales bei Feten der Gattungen mit einigen Bemerkungen über das Cäcum.

caecalis inf.		Mesenteriolum anterius	Mesenteriolum posterius	Recessus ileo-caecalis ant. (sup.)		Recessus ileo-caecalis post. (inf.)		Bemerkungen
Anheftung am Ileum	Anheftung am Cäcum			Gestaltung	unterer Abschluss	Gestaltung	unterer Abschluss	
6 mm	6 mm	sehr klein	sehr klein	sehr seicht	rinnenförmig auf die mediale Cäcumwandung	sehr seicht	rinnenförmig auf die mediale Cäcumwandung	—
4,5mm	7 mm							—
8 mm	8 mm							—
4,5mm	9 mm	klein	klein		durch minim. Verklebung d.Mesenteriolum ant. mit der Plica ileocaecalis inf.		durch minim. Verklebung d.Mesenteriolum post. mit der Plica ileocaecalis inf.	Cäcum ist dem Ileum relativ sehr genähert
7 mm	4 mm				rinnenförmig auf die mediale Cäcumwand		rinnenförmig auf die mediale Cäcumwand	—
10 mm	11 mm							—

teile aufgenommen.

und zwar nach mancherlei Richtungen. Der Unterschied wird noch dadurch vermehrt, dass nämlich in den verschiedenen Gattungen der neuweltlichen Affen unter sich sehr abweichende Verhältnisse vorliegen. Darauf deutet wohl v. d. Broek hin, wenn er sagt: „Das Coecum von Ateles . . . besitzt . . . eine grosse Differenz mit dem Blinddarm der anderen Platyrrhinen“ [1]). So treffen wir, um es vorläufig nur kurz anzudeuten, bei Ateles eine sehr starke Entwickelung des Blinddarmapparates an, bei den Cebiden dagegen ausserordentlich weit vorgeschrittene Involution. Es ist daher ohne weiteres zu erwarten, dass grosse Abweichungen in der Entwickelung der Bauchfellfalten auch innerhalb der Familie der Platyrrhinen sich vorfinden werden.

A. Ateles Geoff. (Textfigg. 38—41).

Wie gesagt, liegt ein grosses, selbst überaus umfangreiches Cäcum vor, frei nach allen Seiten, ebenso wie das Colon ascendens [2]). Weites Lumen kennzeichnet den Blinddarm in ganzer Ausdehnung. Allerdings setzt nach dem stumpfen Ende eine leicht zunehmende Verminderung des Querdurchmessers ein. Im ganzen ist das 114 mm lange Organ concav nach dem Ileum zu eingebogen, etwas stärkere Knickung im gleichen Sinne zeigt das äusserste Ende. Nach dem Colon zu besteht weiteste Communication, keinerlei besondere Absetzung ist dabei nachweisbar; besondere Haustra- und Tänienbildungen liegen nicht vor. Die Oberfläche ist allseitig eben und glatt.

---

[1]) v. d. Broek, Über einige anatomische Merkmale von Ateles, in Zusammenhang mit der Anatomie der Platyrrhinen. Anat. Anz. 33. Bd. 1908. S. 118.

[2]) In dieser Hinsicht möchte ich v. d. Broeks Angabe, l. c., S. 118 nicht ohne weiteres beistimmen; sagt er doch: „Das Cöcum von Ateles unterscheidet sich nicht von jenen der Catarrhinen.“

Die Plica ileo-caecalis inf., das „Fraenum“ von Flower[1]) (vgl. Textfig. 38), erscheint ausserordentlich klein; sie füllt nur den innersten Ileo-cäcal-Winkelraum aus und hat eine Anheftung von nur 4 mm an dem Dünndarm gegenüber dem Mesenteriumansatz. Ein etwas grösserer Zusammenhang von

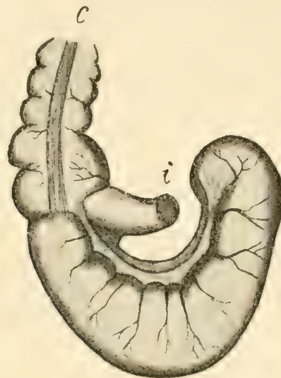


Fig. 38. Kopie aus W. H. Flower, Lectures on the comparative anatomy of the organs of digestion of the mammalia. Lect. IV. Fig. 16. Med. Times and Gaz. 1872. Vol. I. S. 507. $^1/_1$ Originalgrösse.
Caecum of black-handed spider monkey (Ateles melanochir): c = colon; i = ileum. $^1/_1$ Originalgrösse.

5 mm besteht mit dem serösen Überzug des Blinddarmes. Der mediale freie Rand ist schön geradlinig am aufgeblasenen Prä-

[1]) Flower, W. H., l. c., S. 507 gibt von Ateles melanochir eine Beschreibung, welche den von mir gefundenen Verhältnissen bei Ateles Geoff. ziemlich entspricht: „The caecum is three inches and a half long when undistended, of pretty nearly equal thickness throughout, and with a rounded apex. When filled with water or air it became curled in a half-circle, being kept in this position by a pair of peritoneal folds—one passing on each side of the entrance of the ileum, and extending close to the apex of the caecum, which they cause to bend very abruptly. In addition to these there is a small median fold or fraenum passing from the convex of free border of the ileum to the concave border of the caecum, corresponding to the single fold observed in the Old World monkeys. The caecum is not sacculated the lateral longitudinal muscular bands of the colon (which are by no means well marked) only commencing but a little way from the ileo-caecal junction.“

parat. Ja die ganze Bildung ist so klein, dass man auf den ersten Blick ohne genügende an anderen Formen erworbene Sachkenntnis der Meinung sein könnte, die Plica ileo-caecalis inf. sei völlig ausgefallen, nicht vorhanden. Deutlicher wird sie erst nach künstlicher Auffüllung der in Frage kommenden Darmteile. Im übrigen ist sie einerseits völlig gefässlos, andererseits vollkommen selbständig, nirgends in engem Zusammenhang mit den Mesenteriola. Dies beschreibt Treves ganz genau. In der Textfig. 39, welche eine Kopie von Treves'

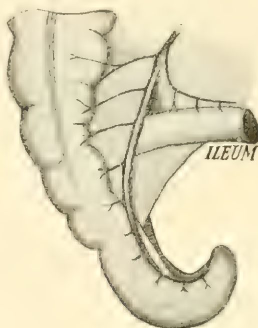


Fig. 39. Kopie aus Fr. Treves, Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. Lect. III. Fig. 14d. Spider monkey. The British Med. Journal. 1885. Vol. I. S. 527. $^1/_1$ Originalgrösse.

Abbildung ist, sind die Verhältnisse sehr gut erkennbar, nur das eine fällt auf an dem Ateles-Exemplar, nämlich die relative grosse Ausbildung der Plica ileo-caecalis inf.

An unserem Exemplar sind die beiden Mesenteriola ausgeprägt zu hohen Falten ausgebildet, sowohl das vordere als das hintere (Flower). Ersteres lässt sich als eine im ganzen langgezogene Sichel von der Ablösungsstelle von der Vorderfläche des Mesenterium bis dicht an das stumpfe Ende des Cäcum verfolgen, besser gesagt bis zur stärkeren Abknickung des Endstückes, ca. $1^1/_2$ cm von dem letzteren

(vgl. Textfig. 40). Auch die genannte Zusammenhangstelle mit dem Mesenterium ist speziell charakteristisch, insofern als sie etwas hoch oberhalb von der Einmündung des Ileum stattfindet (offenbar im Zusammenhang mit der guten Entfaltung der Bauchfellduplikatur im ganzen). Eine starke Art. ileo-



Figg. 40 und 41. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Ateles Geoff. (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_2$ Naturgrösse.

A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.

Die Pfeile >→ zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.

Die Pfeile »→ zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

caecalis ant. liegt in derselben, dicht an dem freien Rand und gibt zahlreiche Seitenäste in ganz regelmässiger Anordnung und in kurzen Abständen voneinander an die vordere Darmwand ab. Der Hauptstamm der Arterie lässt sich noch über den Mesenteriolumansatz weiter verfolgen bis zum blinden Ende des Cäcum.

Noch ausgesprochener ist die Bildung der hinteren Gefässfalte. Sie springt viel weiter vor als das Mesenteriolum ant., etwa um das doppelte. Dafür reicht sie nicht gar soweit nach dem stumpfen Blinddarmpol zu und hört schon in einem Abstande von 33 mm von demselben auf. Im ganzen genommen stellt auch das Mesenteriolum post. ausgesprochene Sichelform dar. Die in demselben verlaufende Art. ileo-caecalis post. ist nicht bedeutender als das entsprechende vordere Gefäss. Auch an ihr werden zahlreiche feinere Zweige abgegeben, in gleichmässigem, kurzem Abstande nach der hinteren Fläche der Darmwandung. Der Hauptstamm lässt sich auch hier bis zum blinden Abschluss des Cäcum verfolgen.

Im Zusammenhang mit der geringen Entwickelung der Plica ileo-caecalis inf. sind die beiden Recessus ileo-caecales, sowohl der vordere (obere) als der hintere (untere), verhältnismässig klein. Den Grund der beiden Vertiefungen bildet die mediale Zone des Blinddarmes und des Anfangabschnittes des Colon (nach oben zu). Während wie immer an dem Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) das Mesenteriolum ant. die vordere Wand abgibt, liefert das Mesenterium, das Ileum und die Plica ileo-caecalis inf. die Paries posterior.

Zugleich stellt dieser Komplex den vorderen Abschluss des Recessus ileo-caecalis post. (inf.) dar: Die dorsale Wand liefert dazu das Mesenteriolum post. Beide Bauchfellvertiefungen verhalten sich im übrigen ganz analog. Oben an der Ablösungsstelle der beiden Gefässfalten von dem Mesenterialblatt getrennt, laufen sie nach unten in eine grosse gemeinschaftliche Rinne, und sind im wesentlichen von unten und medialwärts zugänglich, wie die oberen Pfeile andeuten. Die unteren führen dagegen in die eben erwähnte, von beiden Mesenteriola von vorn und hinten abgegrenzte Rinne, welche auf die mediale Randzone des Cäcum nach dem stumpfen Ende schliesslich ausläuft.

B. Cebus capucinus (Textfigg. 42 und 43).

Dass, wie erwähnt, innerhalb derselben grösseren Ordnung Species bestehen können, die völlig different voneinander sich verhalten, zeigt der Befund bei Cebus capucinus. Die Gestaltung des Cäcum macht von vornherein den Eindruck weitgehender Reduktion. Sein Lumen ist stark vermindert gegenüber der Weite des Ileum und des Colon ascendens, und zwar setzt die Verengerung gleich an der Verbindungsstelle mit dem Dickdarm ein. Der Querdurchmesser bleibt im übrigen bis zum stumpfen Pol ziemlich unverändert ($5^1/_2$—6 mm). Dieser letztere ist stark cranialwärts nach dem Dünndarm zu umgebogen. Im ganzen ist das 43 mm lange[1]) Cäcum, welches eine völlig glatte äussere Oberfläche ohne Haustrabildung zeigt, verhältnismässig stark dem freien Rand des Dünndarmes genähert, über die geradlinige distale Fortführung der Längsachse des Colon hinweg; anders ausgedrückt: die Längsachse des Blinddarmes ist zu derjenigen des aufsteigenden Teiles des Colon medialwärts etwas eingeknickt. (In der Figur kommt dies nicht gut zur Geltung infolge der Loslösung der Darmteile aus ihrem Verbande.)

Die Befestigung von Cäcum und Dünndarmende ist relativ gut ausgeprägt durch Vermittelung einer verhältnismässig wohl entfalteten Plica ileo-caecalis inf. In einer Länge von 12 mm gegenüber von dem Mesenteriumansatz sich von dem Serosaüberzug des Ileum abhebend, füllt sie den Raum des spitzen Ileo-cäcal-Winkels auf gewisser Ausdehnung aus. Der Ansatz am Cäcum hat eine Länge von 13 mm. Der freie Rand der Falte ist medialwärts leicht concav ausgebuchtet. Ohne weiteres fällt nach alledem der Unterschied gegenüber dem Verhalten bei Ateles Geoff. auf. Bei dieser letzteren Form kleinste Ileo-

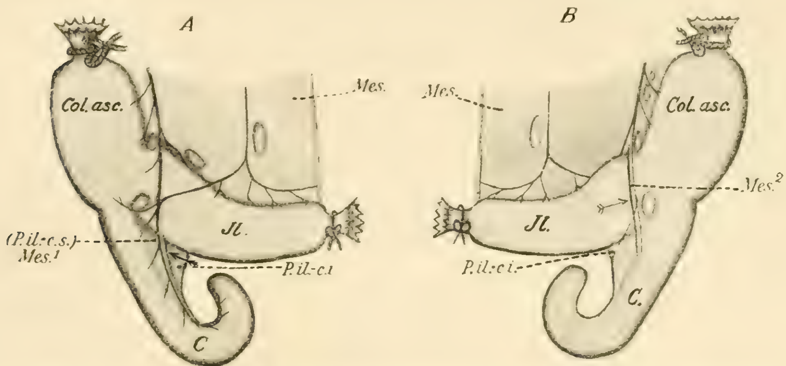
[1]) Nach R. Owen ist das „Caecum 4 inches long and 1 inch broad in Cebus.“ l. c., S. 432.

cäcal-Falte bei grossem Blinddarm; bei Cebus capucinus dagegen umgekehrt verhältnismässig umfangreiche Peritonealduplikatur bei involviertem Cäcum. Dazu noch der Mangel an Selbständigkeit, insofern als nicht allein das Mesenteriolum post., sondern auch die homologe vordere Falte enge Verwachsung mit der Plica ileo-caecalis inf. zeigt[1]).

Das Mesenteriolum ant. ist auch an sich äusserst verändert und erscheint manifest eigentlich nur aus dem Vergleich mit anderen Formen. Das Serosablatt löst sich nämlich nicht von der ventralen Oberfläche des Mesenterium ab, sondern erst weiter caudalwärts von der Vorderfläche des Ileum. Die Art. ileo-caecalis ant., welche in diesem Falle (vielleicht unter Annahme einer gewissen Variation) die eigentliche Fortsetzung der Art. ileo-colica bildet, verlässt nämlich den Bereich des Mesenterium und erreicht die ventrale Ileumseite, ohne das Bauchfell in besonderer Weise abzuheben. Erst nach der Plica ileo-caecalis inf. hin findet eine kleine Faltenbildung des Peritoneumüberzuges statt, welche auf eine gewisse Strecke in derem Gebiete zu verfolgen ist, um dann allmählich zu verstreichen. So kommt es, dass die Art. ileo-caecalis ant., welche in dem freien Rand der kleinen faltenförmigen Bauchfellerhebung sich befindet, schliesslich d. h. distalwärts in der Plica ileo-caecalis inf. zu liegen scheint. In der Tat ist jedoch sicherlich nach den Erfahrungen, welche wir im Laufe der Darstellung gesammelt haben, und mit Hinblick auf die Verhältnisse bei Ateles Geoff. die richtige Auffassung die, dass das Mesenteriolum ant. Hand in Hand mit der Reduktion des Cäcum sich auch geradezu rückbildet, mit der Plica ileo-

[1]) Darauf ist offenbar der Ausspruch W. H. Flowers zurückzuführen, l. c., S. 508: „The caecum is placed on the right side, nearly midway between the diaphragm and pelvis, simple, two inches long of even width, with a blunt rounded extremity, and sharply curved, being retained in that position by a single median peritoneal fraenum, without the lateral bands noticed in the spider monkey."

caecalis inf. in breiter Fläche sekundär verwächst und nur mit dem freien Rand auf eine gewisse Strecke selbständig bleibt. Von dem Hauptstamm der Art. ileo-caecalis ant., welche sich wie gesagt distalwärts von dem Mesenteriolum ant. und zwar bis dicht an das stumpfe Ende des Blinddarmes ver-



Figg. 42 und 43. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Cebus capucinus (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^4/_5$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior.
Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Der Pfeil »→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

folgen lässt, gehen einzelne kleine Zweige an die vordere Wand dieses letzteren. Dabei ist eine gewisse Regelmässigkeit, auch was den Abstand der einzelnen Gefässchen voneinander angeht, nicht von der Hand zu weisen. Nach der Plica ileo-caecalis inf. selbst gehen keine besonderen, makroskopisch wahrnehmbaren Äste ab.

Als ebenso kümmerlich und unselbständig kennzeichnet sich auch das Mesenteriolum post. Zunächst springt es nur wenig medialwärts vor, weit weniger als die untere Ileo-cäcal-Falte. Die Ablösung von der Hinterfläche des Mesenterium ist allerdings erkennbar dicht an dem Ansatz desselben an dem oberen Rande des Ileum. Über die dorsale Seite dieses Darmteiles zieht dann die Serosafalte frei herab und kommt alsbald in Berührung mit der Hinterfläche der Plica ileo-caecalis inf. Eine innige Verlötung stellt sich alsbald ein, so dass die Befestigung beider Bauchfellduplikaturen an dem Cäcum zusammenfällt; und zwar findet dieser Übergang des Mesenteriolum post. in den serösen Überzug des Blinddarmes entsprechend dem geringen Vorspringen im ganzen noch weit entfernt von dem stumpfen Ende statt, viel früher als es bei der vorderen Gefässfalte der Fall ist. Die Art. ileo-caecalis post. ist Hand in Hand mit dieser so kümmerlichen Ausbildung des Mesenteriolum post ausserordentlich gering; viel schmächtiger als die ventrale Arterie, erreicht sie bei weitem nicht den unteren Pol des Cäcum; es dehnt sich ihr Versorgungsgebiet nur wenig über das proximale Drittel dieses Darmteiles aus. Nur winzige Zweige lösen sich von dem Hauptstamme ab, ohne besondere regelmässige Anordnung. Wichtig ist dabei die Abgabe eines feinen Astes an die Plica ileo-caecalis inf. Schon im Bereiche des Weges über das Ileum zweigt er sich ab und gelangt schräg medialwärts in die Falte herabziehend bis in ihren freien Rand. Kleine Abzweigungen trennen sich überdies auf diesem Wege ab für die Peritonealduplikatur selbst. Natürlich fragt es sich auch in diesem Falle, welche Bedeutung diesem Gefäss zukommt, ob dasselbe die Bildung der Falte begünstigt, oder umgekehrt, ob die primäre, relativ grosse Entfaltung der Ileo-cäcal-Falte gleichsam für ihre eigene Ernährung die Anwesenheit, die Bildung eines makroskopisch erkennbaren Gefässes bedingt. Die Frage wird ja bei der Übersicht näher erörtert

werden, jedenfalls kann jetzt schon so viel gesagt werden, dass es nicht erklärlich erscheint, wie es möglich sein kann, dass ein so winziges Gefäss, wie es die in Betracht kommende Arterie ist, eine verhältnismässig weite Peritonealduplikatur gleichsam zweckdienlich vortreiben konnte, während die grösseren Stämme der Art. ileo-caecalis ant. und post. nur viel reduzierte Plicae (eventuell keinerlei derartige Formation) erzeugen, trotzdem dass sie noch überdies am freien Rande derselben verlaufen.

Die beiden Recessus ileo-caecales sind ganz geringfügig. Der vordere (obere) bietet sich dar als eine seichte Vertiefung, deren hintere Wand die Vorderfläche des Ileum und die ventrale Seite der Plica ileo-caecalis zusammenstellen. Die Paries ant. bildet das vordere Mesenteriolum, dessen Verlötung am oberen und unteren Ende mit dem serösen Überzug des Ileum bzw. mit der Plica ileo-caecalis inf. den Abschluss des Recessus formt. Derselbe ist von caudaler und medialer Richtung her zugänglich. Der Grund der Vertiefung ist bei Sondierung, bei Befühlung alsbald erreicht, er langt nicht bis zu der medialen Randzone des Cäcum hin, sondern wird von der Verlötung des Mesenteriolum ant. mit der Ileo-cäcal-Falte gebildet.

Von ganz ähnlicher, minimaler Entwickelung ist der Recessus ileo-caecalis post. (inf.). Er dehnt sich von der Ablösungsstelle des Mesenteriolum post. bis zur Verschmelzung dieses letzteren mit der Plica ileo-caecalis inf. als eine äusserst geringe, oben und unten abgeschlossene Vertiefung aus: von medial her zugänglich. Die ventrale Wandung wird gebildet von der hinteren Fläche des Ileum, nach oben davon auf geringster Strecke von der dorsalen Seite des Mesenterium, nach unten dagegen von der hinteren Oberfläche der Ileo-cäcal-Falte in ebenfalls sehr begrenzter Zone. Die Paries post. liefert das Mesenteriolum wie immer. Der Boden ist auch bei diesem Recessus von der fühlenden Sonde unmittelbar erreicht und

dehnt sich nicht auf das Gebiet des Dickdarmes oder des Cäcum aus. Es schlägt sich nämlich die hintere Gefässfalte alsbald über in die Serosa der Hinterfläche des Ileum und verlötet weiterhin mit der dorsalen Seite der Plica ileocaecalis inf.

12. Hylobatiden.

Material: Hylobates ? (3 Exemplare, Feten verschiedener Grösse); Hylobates concolor (1 Exemplar, Fetus); Hylobates agilis (1 Exemplar, jugendliches Individuum).

A. Hylobates agilis (Textfigg. 44—49).

Über den Aufbau des Blinddarmapparates sind sich die Autoren allgemein darüber einig, dass während der Anfangsteil sich unmittelbar der Gestaltung des Colon ascend. anschliesst, was Weite und äussere Conformation angeht, die bei weitem grösste Portion ausserordentlich verengt erscheint zur Bildung des Processus vermiformis. Über die Ursache seiner Entwickelung bei den höheren Primaten ist allerdings bis heute noch nicht volle Klarheit geschaffen [1]). Es ist dies aber eine Frage für sich, welche nicht in den Rahmen dieser Untersuchung passt und weit mehr als auf morphologischer auf physiologischer Grundlage zu lösen sein wird. Nach Kohlbrügge [2]) ist die Anordnung folgendermassen festzulegen:

---

[1]) So schreibt Th. L. W. Bischoff in seiner Untersuchung der Eingeweide und des Gehirnes des im Winter 1875 in Dresden verstorbenen Chimpanse-Weibchens. Mitteilungen aus dem kgl. Zool. Museum zu Dresden, 1877, herausgegeben von A. B. Meyer, S. 253: „Nur ist es sonderbar, wo ihn" — gemeint ist der Processus vermiformis — „die anthropomorphen Affen her haben, da ihn die meisten niedrigeren Affen nicht besitzen. Sie müssen ihn durch den Aye-Aye von den Nagern und vom Stenops her akquiriert haben!" Es schliesst denn auch G. Schwalbe in der „Kultur der Gegenwart" — Anthropologie — seine Betrachtung über den Processus vermiformis mit den Worten: „Dass aber die ganze Blinddarmfrage durchaus noch nicht befriedigend gelöst ist, lässt sich wohl aus meiner Darstellung deutlich erkennen", S. 227.

[2]) Kohlbrügge, J. H. F., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. 2. Teil. S. 178.

„Diese Valvula ileo-colica bestimmt die obere Grenze des Cöcum. Die Höhlung dieses Darmabschnitts stimmt mit der des Colon überein, von dem er in keiner Weise getrennt ist. Distalwärts verjüngt sich das Cöcum nur wenig und geht dann direkt in den Proc. vermiformis über, der nicht seitwärts, sondern genau in der Mitte des distalen Blinddarmendes eingepflanzt ist." Das gleiche betont auch Owen[1])



Fig. 44. Kopie aus R. Owen, On the anatomy of Vertebrates. Vol. III. Mammals. 1868. Fig. 331. Caecum and vermiform appendage, Hylobates. $^1/_1$ Originalgrösse.
i = Ileum; c = Caecum; v = Processus vermiformis.

(vgl. Fig. 44). Und diesem letzteren Umstande ist jedenfalls zu verdanken, dass Flower[2]) die Zustände beim Gibbon als

[1]) Owen, R., l. c., S. 433: „In Hylobates, fig. 331, the vermiform appendage reappears; it is terminal, and in some species short."

[2]) Flower, W. H., l. c., S. 394: „In the specimen No. 725 Ed in the Museum, from the same individual as the stomach above described, the appendix is some what longer and coiled upon itself. Though it commences very abruply, there is an important difference in its situation from the forms previously described, for it springs from the extremity of a short conical caecum. The whole retains more nearly the primitive form, the true apex not being drawn up to the neighbourhood of the ileo-caecal valve. It thus represents a still earlier condition of the human embryonic caecum than the orang, but hardly justifies Vrolik's expression that the ‚vermiform appendix is very small and almost rudimental in the gibbons'. One specimen however, which I have examined of the ‚silvery gibbon' has the appendix only an inch and a half long and proportionately thick. In the animal examined by Daubenton it was five inches long and two and a half lines in diameter. It seems, therefore, that there are considerable differences in the structure of this part."

primitiver einschätzt als bei den anderen Anthropoiden. An einer umfangreicheren Tabelle, welche auch die Resultate von Deniker[1]), Bolau[2]), Bischoff[3]), Sandifort[4]) umfasst, kann man die Einzelheiten über die Längenverhältnisse der beiden Unterabschnitte des Cäcalapparates wahrnehmen, zugleich mit der Relation zu der absoluten Länge von Dick- und Dünndarm, und andererseits im Vergleich zu der allgemeinen Körperlänge. Dass man nun daraus den Satz, welchen Deniker früher formuliert hatte, bestätigen sollte: „L'appendice coecal augmente relativement avec l'âge chez le Gibbon" [5]), im Gegensatz zu den menschlichen Verhältnissen, kann ich nicht ohne weiteres entnehmen (vgl. auch diese Darstellung weiter unten, welche eher das Gegenteil dartut).

An meinem Material, welches in der Hauptsache embryonale Zustände und ein jugendliches Stadium umfasst, konnte ich deutlich feststellen, dass während in frühen Phasen der Entwickelung der Cäcalapparat von der Zusammenflussstelle mit dem Colon allmählich sich verengernd, conisch sich ausgestaltend weiterzieht, er dagegen später als mit einem deutlich abgesetzten Processus vermiformis versehen erkennbar ist. Den definitiven Zustand, welchen Kohlbrügge, wie eben angedeutet, skizziert, nachzuweisen, dazu ist wohl der Grad der Entwickelung des ältesten Exemplares vielleicht nicht

---

1) Deniker, J., Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoides. Thèse de Paris. 1886.

2) Bolau, H., Die menschenähnlichen Affen des Hamburger Museums. Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. 1876.

3) Bischoff, Th. L. W., Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus usw. Abhandlungen der kgl. bayer. Akademie der Wissenschaften. Math.-Physik. Klasse. Bd. X. 3. Abt. 1870. S. 199—297.

4) Sandifort, G., Ontleedkundige Beschouwing von een' volwassen Orang-oetan. Verh. oven de Nat. Gesch. d. Nederl. Overzeesche bezittingen. Zoologie 1839—44. S. 29—56.

5) Deniker, J., l. c., S. 240.

hinreichend. Doch sei nicht vergessen, dass Deniker[1]) schon bei seinem Gibbonfetus den gut abgegrenzten Wurmfortsatz beschreibt und dementsprechend abbildet (vgl. Textfig. 45). Vielleicht mögen die Differenzen unter den einzelnen Species der Gattung Hylobates bestehen, was eventuell die Verschiedenheit der Resultate erklären könnte[2]). Bei Hylobates agilis juvenilis (vgl. Textfigg. 46 und 47) schliesst sich an dem 8 mm langen oberen Teil des Cäcum, welcher ohne Änderung

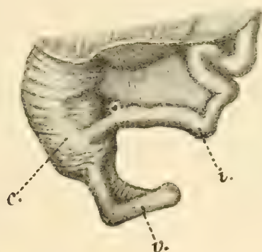


Fig. 45. Kopie aus J. Deniker, Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoides. Thèses présentées à la faculté des sciences de Paris. 1886. Pl. XXX. Teil der Fig. 3. $^1/_1$ Originalgrösse. c = caecum; i = intestin grêle; v = appendice vermiforme.

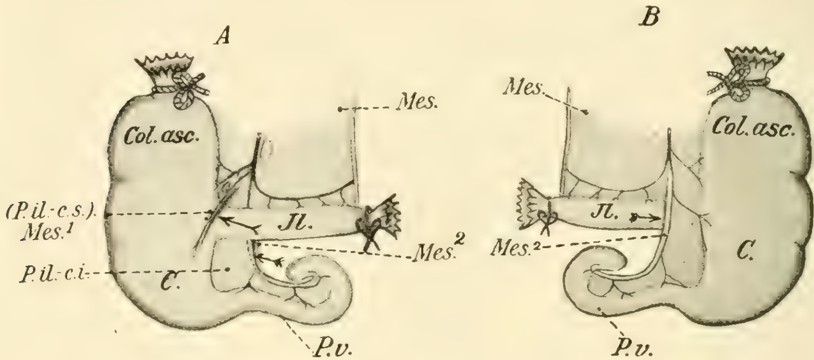
des Lumens (14,5 mm Querdurchmesser) mit dem Colon ascendens zusammenhängt, und wie dieses durch Haustrabildungen ausgezeichnet ist, nach links abbiegend unter verhältnismässig rascher aber immer conisch gearteten Verengerung, der 27 mm lange Processus vermif. an. Dessen Querdurchmesser beträgt

---

[1]) Deniker, l. c., S. 237: „Le coecum est court (12 mm), mais l'appendice vermiforme, qui en est séparé par une espèce d'étranglement est au contraire très long (17 mm) et très gros.“ Der Fetus, der dabei in Frage steht, gehörte der Species H. lar oder H. agilis an.

[2]) Auf diesem Wege mag man wohl auch Vroliks Äusserung einer natürlichen Deutung entgegenführen: „Au reste cet appendice — gemeint ist beim Chimpanse — „est très long et se distingue par là de celui de la variété noire du Gibbon varié auquel je n'ai pas trouvé plus de 0,035 de longueur. Il paraît que la petitesse de l'appendice chez cet animal en forme la transition à l'absence totale chez les autres singes.“ Recherches d'anatomie comparée sur le chimpansé. 1841. S. 47.

bloss 3 mm. Im ganzen leicht gewellt, etwas spiralig aufgewunden, ist das äusserste Ende besonders stark nach rechts und proximal nach dem Ileum zu eingekrümmt. In toto erscheint die Orientierung des Proc. vermiformis ziemlich parallel zu der Längsachse des Dünndarmendes gehalten, was besonders bei Aufblähung der Darmteile hervortritt.



Figg. 46 und 47. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Hylobates agilis (juvenilis). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.

A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.¹ } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.² = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior;
P. v. = Processus vermiformis.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.

Die Pfeile >→ zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

In dieser Position wird er stabilisiert von den Peritonealfalten, die wir immer wieder antreffen [1]), speziell von dem Mesenteriolum post. und von der Plica ileo-caecalis inf.

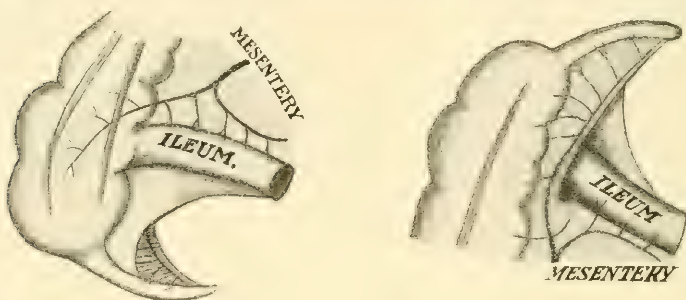
[1]) Kohlbrügge, J. H. F., legt diesen Peritonealduplikaturen nur einen relativen Wert zu, wenn er sagt in seiner Arbeit: Versuch einer Anatomie des

Letztere ist als ein gross angelegtes seröses Doppelblatt erkennbar, welches von dem Peritoneumüberzug des Ileum gegenüber von dem Mesenteriumansatz sich ablöst, nach dem medialen Rand des Cäcum gelangt, und weiterhin nach dem Proc. vermiformis zu verfolgen ist, bis nahe an die freie Spitze desselben. Das letzte stark nach rechts eingebogene Ende entbehrt jedoch des faltenförmigen serösen Vorsprunges. Die Befestigung an dem Ileum geschieht auf eine Länge von 5 mm, wie stets von dem Ileo-cäcal-Winkel ab. Der mediale Rand der Falte ist median- und proximalwärts ausgesprochen concav abgesetzt. In dem oberen Abschnitt erscheint die Peritonealduplikatur selbständig und lässt keinerlei grössere, makroskopisch erkennbare Gefässe erkennen, erfüllt also oben ohne weiteres die für die Homologie dieser Bauchfellerhebung als Plica ileo-caecalis inf. vorausgesetzten Bedingungen. Nach dem Processus vermiformis zu ist dagegen eine Sonderung von dem Mesenteriolum post. in keiner Weise möglich. Innige Verklebung, einheitlicher freier Rand liegen vor. Dieser Verklebung gibt auch Treves in deutlicher Art und Weise Ausdruck und findet in derselben beim „Silvery Gibbon" einen Zustand, welcher den menschlichen Verhältnissen sich anschliesst (vgl. Figg. 48 und 49)[1]. In dem distalen einheitlichen freien Rande der nach dem Proc. vermiformis ziehenden Falte

Genus Hylobates. II. Teil. S. 176: „Vom Mesocolon und vom angrenzenden Teil des Mesenterium wird das Cöcum umhüllt, von dessen seröser Umkleidung dann wieder eine oder mehrere Falten zum Proc. vermiformis treten. So erhält denn auch dieser Darmteil einen vollständigen serösen Überzug, der seine Beweglichkeit nicht einschränkt."

[1]) Treves, Fr., l. c., S. 529: „In the only anthropoid ape that I have had the opportunity of examining (a Silvery Gibbon), it is obvious that the condition of these folds is approaching that met with in the human subject (Fig. 15 C und D — welche in den Abbildungen 48 und 49 wiedergegeben sind —). The true appendicular mesentery is becoming less conspicuous; while the posterior vascular fold is unduly prominent, and forms, in fact, the greater part of the said mesentery. The specimen, indeed, shows the middle stage in the process of substitution—a process that is completed in the caecum of man."

befindet sich die von dem hinteren Mesenteriolum herangebrachte A. ileo-caecalis post. weitergeführt bis zum Endstück, wo eine Verteilung unmittelbar an der Darmwand stattfindet. An sich ist das Mesenteriolum post. genau wie die Plica ileocaecalis inf. in dem mehr proximalwärts gelegenen Gebiet, wo volle Selbständigkeit besteht, sehr stark entwickelt. Ja die Gefässfalte zeigt sich dabei noch etwas weiter vorgetrieben. Im übrigen geschieht die Loslösung von dem hinteren Blatt des Mesenterium ohne Besonderheiten, abgesehen von der



Figg. 48 und 49. Kopien aus Fr. Treves, Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. Lect. III. Fig. 15c und d. Gibbon (Silvery Gibbon). The British Med. Journal. 1885. Vol. I. S. 528. $^1/_1$ Originalgrösse.

von vorherein ausgesprochenen Selbständigkeit. Das im freien Rand geleitete Hauptgefäss, die Art. ileo-caecalis post. lässt einige (zwei) grössere Äste an das Cäcum abgehen. An den Processus vermiformis gelangen, abgesehen von der Endaufteilung, ebenfalls zwei ansehnlichere Zweige; hier natürlich in der aus der Verschmelzung der Plica ileo-caecalis inf. mit dem Mesenteriolum post. entstandenen Serosafalte.

Im Gegensatz dazu erscheint die Bildung des Mesenteriolum ant. ausserordentlich gering, wenig auffällig, so dass sozusagen die ventrale Fläche des Ileum und dessen Einmündung in den Dickdarm frei zutage treten. In schräg lateral- und caudalwärts gerichtetem Verlauf verstreicht die Vortreibung des

Bauchfelles alsbald in den serösen Überzug der vorderen Cäcalwand, sowie auch die Abhebung von der Vorderseite des Mesenterium in sehr ruhiger Art dicht proximal von dem Dünndarmende vor sich geht. Die Art. ileo-caecalis ant. ist, der im ganzen geringen Entwickelung der leitenden Falte entsprechend, sehr winzig: ihr Verteilungsbezirk auf der ventralen Cäcumwand sehr beschränkt.

Natürlich zeigt sich unter diesen Umständen die Bildung des Recessus ileo-caecalis ant. sehr minderwertig. Nur ein kleiner Spaltraum liegt vor; auch kann für dessen hintere Wandung die Plica ileo-caecalis inf. nicht in Frage kommen. Nur die Vorderseite des Mesenterium, dann die ventrale Fläche des Ileum an der Einmündungsstelle in den Dickdarm und schliesslich distalwärts die vordere Wandung des Cäcum setzen sie zusammen, selbstredend in ganz geringer räumlicher Ausdehnung, entsprechend dem Minimum der Paries anterior, des Mesenteriolum an. Der Zugang in diesen Recessus ileo-caecalis ant. (sup.), welcher bloss oben einen Abschluss hat und der nach dem Processus vermiformis zu seicht ausläuft, ist dem tastenden Finger von medial und caudal her gegeben (vgl. Textfig. 46).

Von viel ausgeprägterer Entwickelung ist demgegenüber der hintere (untere) Recessus, welcher proximal an der Ablösungsstelle des Mesenteriolum post. von dem Mesenterium (hinteres Blatt) und andererseits an der Verschmelzungszone mit der Plica ileo-caec. inf. abgeschlossen zu einer richtigen Fossa sich gestaltet von verhältnismässig grosser Tiefe. Die grosse hintere Gefässfalte bildet die dorsale Wand, während die vordere in weitem Umfange von der Plica ileo-caecalis inf. dargestellt wird, soweit sie selbständig frei ist, weiterhin von der hinteren Fläche des Ileum und von der dorsalen Seite des Mesenterium proximal ergänzt wird. Die mediale Rand-

zone des Dickdarmes und des Cäcum bilden den Grund der Fossa, welche von medial und etwas caudal zugänglich ist.

B. Hylobates concolor (Textfigg. 50 u. 51).

Der Vergleich der Verhältnisse im fetalen Leben mit den eben geschilderten Zuständen ist nun ausserordentlich lehrreich. Zunächst was das Cäcum angeht, so erkennt man, wie oben gesagt, keine deutliche Absetzung des Processus vermiformis. Der Blinddarm verengert sich in allmählicher Weise von der Übergangsstelle in das Colon ascendens bis zu seinem stumpfen Ende, zur Bildung eines hohlen Conus, welcher nach links und aufwärts hackenförmig umgebogen ist, so dass der freie Pol wieder etwas nach rechts schaut[1]). Die Länge des ganzen Cäcalapparates beträgt 34,5 mm.

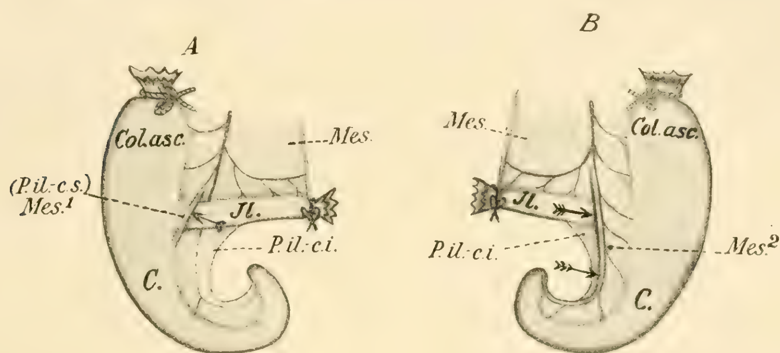
Was die Peritoneumverbindungen angeht, so präsentieren sich dieselben im Prinzip gleich mit denen bei dem jugendlichen Exemplar. Doch scheinen mir dabei einige Momente von grosser Bedeutung zu sein, welche einen graduellen Unterschied erzeugen. In besonders starker Entfaltung zeigt sich die Plica ileo-caecalis inf. Ihr oberer fixer Rand am Ileum gegenüber dem Mesenteriumansatz hat eine Länge von 10 mm. An dem Cäcalapparat ist die Anheftung bis dicht an dem stumpfen Pole zu verfolgen. Der freie Rand ist nach links ausgesprochen concav ausgeschnitten.

Demgegenüber ist das Mesenteriolum post. im ganzen genommen etwas geringer; springt nicht soweit medianwärts vor, was man besonders beim Aufblähen der Darmteile gut erkennen kann. Auch ist die Verschmelzung der beiden Falten keine soweit gehende wie oben geschildert. Allerdings besteht sie schon beim Fetus zurecht, doch ist die distale Verklebung nicht soweit gehend, der Eingang in den Recessus in die Fossa

[1]) Wie mich die Untersuchung anderer Gibbon-Feten lehrten, ist dieser Zustand öfters schon vor der Geburt überholt. Vgl. Tabelle II.

ileo-caecalis post. (inf.) ist grösser. Oberhalb von der Verlötung ist die Ileo-cäcal-Falte genau wie bei dem jugendlichen Hylobates völlig frei von jeglichem grösseren Blutgefäss. Erst nach Einsetzen der Verwachsung mit dem Mesenteriolum post., caudalwärts also, werden Gefässe in ihr erkennbar; übernommene Einheiten.

Das Verhalten der vorderen Gefässfalte ist der oben gegebenen Schilderung ziemlich gleich. Es fällt auch hier der



Figg. 50 und 51. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Hylobates concolor (Fetus). Die Darmteile sind aufgeblasen. $^1/_1$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
Die Bezeichnungen sind dieselben wie in den Figg. 46 und 47.

geringe Grad der Entfaltung auf. Immerhin dürfte derselbe nicht den Grad der Involution kundtun, welchen wir kennen gelernt haben.

So läuft denn auch der Recessus ileo-caecalis ant. distalwärts nicht auf die vordere Cäcumwand aus, sondern über das Dünndarmende herüberziehend auf die ventrale Fläche der Plica ileo-caecalis inf. Es folgert sich daraus, dass die Tiefe der Bauchfelleinsenkung eine etwas umfangreichere ist. Wir haben danach einen etwas primitiveren Zustand der beiden Gefässfalten vor uns: Beide verhalten sich in der ganzen

Tabelle

Tabellarische Übersicht über die Peritoneumverbindungen in der Ileo-
jugendlichen Exemplar von Hylobates-Arten —

Lauf. Nummer	Species	Geschlecht	Länge (Glabella-steiss)	Cäcalapparat					Plica ileo-		
				Länge im ganzen	Abgrenzung ein. Processus vermiformis	Art der Abgrenzung	Länge des eigentlich. Cäcums	Länge des Processus vermiform.	Gestaltung	Gefäss-führung	Anheftung am Ileum
			cm	mm			mm	mm			mm
1	?	♂	19,1	16	nicht deutlich		4	12	klein		3
2	?	♀	20,5	19	ja	conisch	3	16	gross		12
3	?	♂	20,5	15	ja etwas		3	12	klein	ohne	
4	H. Concolor	♂	24,2	34,5	nicht deutlich	der Cäcalapparat läuft im ganzen langsam sich verengernd allmählich aus	—	—	gross		10
5	H-Agilis (juvenilis)	♂	30,5	35	ja	conisch	8	27			5

II.

cäcal-Gegend und über die Recessus ileo-caecales bei Feten und einem zugleich mit einigen Bemerkungen über das Cäcum.

caecalis inf.	Mesenteriolum anterius	Mesenteriolum posterius (Länge)	Recessus ileo-caecalis ant. (sup.)		Recessus ileo-caecalis post. (inf.)		Bemerkungen
Anheftung am Cäcal-apparat mm		mm	Gestaltung	unterer Abschluss	Gestaltung	unterer Abschluss	
3		16			seicht	rinnenförmig auf mediale Cäcumwand	
ca. 6,5 nicht genau bestimmbar wegen Verklebung mit Mesenteriolum		19			tief	durch Verklebung des Mesenteriolum post. mit der Plica ileocaecalis inf. an der Grenze des oberen zum mittler. Drittel des Cäcalapparat.	Processus vermif. spiralig aufgewirbelt
3 am unteren Rand der Anheftung Verklebung mit dem Mes. post. angedeutet	ganz gering	14	sehr seicht auf vordere Cäcumwand	rinnenförmig	seicht	durch Verklebung d. Mesenter. post. mit der Plica ileo-caec. inf. a. d. Grenze d. oberen z. 2. Fünftel des Cäcalapparat.	
bis dicht an den stumpfen Pol des Cäcalapparates		32			nicht sehr tief	ausgeprägt vorhanden	Die Masse sind nach Aufblähung der Darmteile aufgenommen
ca. 12,5 nicht genau bestimmbar wegen Verklebung mit Mes. post.		31			tief		

Entfaltung nicht so sehr different voneinander, wenn sie auch weit von gleichmässiger, ebenbürtiger Gestaltung entfernt sind. Jedenfalls ist bei der weiter entwickelten Form von Hylobates der Unterschied ein grösserer, so dass weiterhin die Plica ileo-caecalis inf., welche primitiv die grösste Entwickelung und relativ ausgeprägteste Selbständigkeit unter den Serosaduplikaturen der Blinddarmgegend zeigt, nach beiden Richtungen hin Einbusse erleidet (vgl. Textfigg. 46, 47 und 50, 51).

In der Tabelle II findet sich die Zusammenstellung der wichtigsten Feststellungen, welche an den drei anderen Hylobates-Feten gemacht werden können bezüglich des Cäcalapparates. Der Vollständigkeit halber sind auch die Kriterien der eben ausführlich dargestellten Exemplare angereiht. Es decken sich die Angaben für das fetale Stadium geradezu ganz. Nur die absoluten Grössenverhältnisse variieren etwas.

13. Anthropoiden.

Material: Orang (1 Exemplar, jugendliches Individuum); Chimpanse (1 Exemplar, ausgewachsen).

A. Orang (Textfig. 52).

Ich brauche kaum auf die starke Entwickelung des Cäcalapparates beim Orang hinzuweisen. Es ist zur Genüge bekannt, dass diese Anthropoiden-Form mit langem Proc. vermiformis ausgestattet ist, und auch darüber sind sich die Forscher einig, dass die Gestaltung dieses Darmteiles ganz der Form entspricht, welche ihm beim menschlichen Embryo [Chapman[1]), Flower[2]), Fromont[3])] bzw. beim menschlichen

[1]) Chapman, H. C., On the structure of the Orang Outang, Proceed. of the acad. of nat. sciences. 1880. S. 166: „The caecum and ileo-colic valve did not differ from the same parts in man. The vermiform appendix attained a length of $6^1/_2$ inches absolutely, and was relatively much larger than that of man, reminding one of the condition of this structure in the human embryo."

[2]) Flower, W. H., l. c., S. 393: „What appears at first sight to be the globular apex of the caecum is, as in man and the chimpanzee, really a dilatation or sacculus of the external tract of the colon. The real apex is drawn up very

Neugeborenen [Fick[4]), Vrolik[5])] zukommt, dass er also unter allmählicher Verengerung von dem eigentlichen Cäcum sich ablöst [Bischoff[6]), Muthmann[7])].

---

close to and behind the entrance of the ileum and prolonged into a vermiform appendix of great length—about seven inches in a nearly adult specimen—which is coiled by its peritoneal attachment into a spiral of three turns. The transition from the dilated part of the caecum into the constricted appendix is more gradual than in man and the chimpanzee, the opening of the latter into the former being infundiliform. It thus resembles a transient condition of the human caecum at an earlier stage than does that of the chimpanzee."

[3]) Fromont, H. Ph., Contribution à l'anatomie topographique de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif. Thèse de Lille. 1890. S. 14: ,,Le coecum des anthropoides porte aussi un appendice vermiforme. Celui de l'orang est particulièrement remarquable car il reproduit une disposition transitoire du coecum de l'homme (état foetal). En effet, au lieu de s'ouvrir brusquement dans le coecum par un orifice étroit, cet appendice s'implante sur l'intestin coecum par une extrémité évasée en forme d'entonnoir, de sorte que la ligne de démarcation entre le coecum et l'appendice vermiforme reste indécise."

[4]) Fick, R., Vergleichend-anatomische Studien am Orang-Utang. Arch. f. Anat. und Entwickelungsgesch. Jahrg. 1895. S. 74: ,,Das Cöcumende mit dem Proc. vermiformis hat ganz die Gestalt wie beim menschlichen Neugeborenen conisch, spitz in den Proc. vermiformis, der 16 cm lang ist, auslaufend, wie es Toldt auf dem Anatomen-Kongress in Strassburg beschrieben und demonstriert hat." Derselbe, Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utang und einem Chimpansen. Ibidem S. 293: ,,Der Wurmfortsatz ist wie bei Anton von kindlich conischer Form, 15 cm lang."

[5]) Vrolik, W., Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpansé. 1841. S. 47: ,,Le caecum" — gemeint ist des Chimpanse — ,,possède un appendice vermiculaire, qui diffère de celui, que j'ai observé chez l'orang-oetan, parce qu'il est séparé de l'intestin par un rétrécissement, tandisque, chez celui-ci il se continue avec lui Sans interruption, ainsi que chez un enfant nouveau-né."

[6]) v. Bischoff, Th. L. W., Untersuchung der Eingeweide und des Gehirns des im Winter 1875 in Dresden verstorbenen Chimpansé-Weibchens. Mitteilungen aus dem kgl. Zoolog. Museum zu Dresden, 1877, herausgeg. von A. B. Meyer, S. 253: ,,Bei den beiden Chimpansés und dem Orang bemerkte ich ausserdem, dass der Proc. vermiformis entschieden als das verjüngte Ende des Blinddarmes auftritt, aus dem er sich trichterförmig entwickelt."

[7]) Muthmann, E., l. c., S. 73. Bei einem jugendlichen Exemplar wurde festgestellt: ,,Das Cöcum hat Tänien und Haustren, welche auf der Abbildung schlecht zu erkennen sind (altes Spiritusmaterial). Es ist spitzwinklig abgeknickt, verjüngt sich stark trichterförmig und geht allmählich in einen Proc. vermiformis über. Eine genaue Grenze zwischen beiden ist nicht festzustellen." Im übrigen ist das Cöcum 6 cm und der Processus vermiformis 12 cm lang.

Über die Peritonealfalten der Ileo-cäcal-Gegend wird kaum gesprochen. Und doch wäre auch hierin eine nicht zu verkennende Menschenähnlichkeit zu finden gewesen.

Zunächst mag hervorgehoben werden, dass der Anfangsteil des Dickdarmes, d. h. das Colon ascendens, nicht wie bei den Primatenformen, welche bis dahin zur Betrachtung kamen, allseitig von Peritoneum überzogen vorliegt, sondern mit der Dorsalfläche fest an der hinteren Bauchwand verklebt ist[1]). Was im übrigen den Blinddarmapparat angeht, so sei betont, dass an das aufsteigende Colon in weitester Communication das Cäcum sich anschliesst, welches 27 mm im nicht aufgeblasenen Zustande in der Länge beträgt[2]). — Die Länge des Processus vermiformis selbst beträgt 124 mm. — Fick[3]) gibt 16 cm, Chapman[4]) $6^1/_2$, Flower[5]) 7, Traill[6]) 7,7 inches an. Nach Mayer[7]) hätten wir den Wurmfortsatz beim

[1]) Es mag vielleicht die Kenntnis dieser Tatsache H. Ph. Fromont zu einer eigentümlichen Äusserung geführt haben, welche aber in sich der Unterlage ganz entbehrt, l. c., S. 15: „„„Le coecum des quadrupèdes obéissant à la pesanteur, se détache de la paroi abdominale postérieure et retombe comme l'intestin grêle sur la paroi ventrale, en entraînant après lui le péritoine. La conséquence de ce fait, c'est la présence chez tous les quadrupèdes, y compris les Pithéciens et les Cébiens, d'un mésocoecum. Chez les bipèdes, au contraire (Homme et Anthropoides), le coecum ne tombant plus vers la paroi abdominale, mais venant se loger dans la fosse iliaque interne, n'a plus besoin de ligament suspenseur; le péritoine ne fait que passer au-devant de lui et il n'y a plus de mésocoecum. L'exception conforme la règle et ne fait que reproduire un état normal chez les autres mammifères."

[2]) Um keinem Missverständnis Vorschub zu leisten, möchte ich nochmals hervorheben, dass die bis jetzt von mir für die einzelnen Formen angegebenen Längen- und Breitenmasse auf das Organ im aufgeblähten Zustand sich beziehen.

[3]) Fick, R., l. c. S. 74.

[4]) Chapman, H. C., l. c., S. 166 und diese Arbeit S. 104.

[5]) Flower, W. H., l. c., S. 393.

[6]) Traill, Th. St., Observations on the anatomy of the Orang Outang. Mem. of the Wernerian nat. hist. soc. Vol. III. 1821. S. 44.

[7]) Mayer, Zur Anatomie des Orang-Utang und des Chimpanse. Arch. f. Naturgesch. von Troschel. 22. Jahrg. 1856. Bd. I. S. 295: „Der Blinddarm weniger weit, der Proc. vermiformis kürzer — im Vergleich zu den Zuständen beim Chimpanse."

jungen Orang etwas kürzer anzusehen im Vergleich zu den Verhältnissen beim Chimpanse. — Besonders ausgeprägte Haustrabildungen sind nicht vorhanden, obgleich die ventrale Tänienformation deutlich zu erkennen ist, genau wie an dem aufsteigenden Dickdarmabschnitt. Die Längsmuskelzüge fasern sich nach dem Processus vermiformis allmählich auf und werden dabei durch eine relativ starke Abknickung nach links und caudalwärts charakterisiert. Es zeigt sich nämlich, was nicht uninteressant ist, dass der Wurmforsatz nicht an dem untersten Ende des erweiterten Teiles des Cäcum sich anschliesst (wie beim Fetus von Hylobates concolor), sondern etwas oberhalb davon median- und cranialwärts abbiegt. So geschieht es, dass der abschüssigste Teil des Blinddarmes stumpf endet und dabei eine Ausbuchtung der lateralen, rechten Wandung darstellt, was, im Gegensatz zu Owen, Flower[1]) übrigens sehr gut kennzeichnet. Auch aus der Abbildung von Muthmann[2]) und Nuhn[3]) ist dies Verhalten ausserordentlich gut zu entnehmen. Im speziellen ist der Anfangsteil des Processus vermiformis conisch geformt; insofern stimmt meine Beobachtung ganz genau mit den oben erwähnten Befunden überein. Die Lumenverengerung tritt jedoch relativ schnell ein, so dass der bei weitem grösste Teil des Organs annähernd gleichen Dickedurchmesser zeigt, bis beinahe an das blinde Ende. In situ präsentiert sich der Wurmfortsatz sehr stark gewunden. Dabei fallen besonders zwei starke Abknickungsstellen auf, was wohl mit der relativen Kürze des Mesenteriolum post. in engstem causalem Zusammenhange stehen dürfte; auch bei maximaler Ausspannung genannter Gefässfalte bleiben diese Stellen bestehen. Es zeigt sich ferner, dass wie an seinem

[1]) Flower, W. H., l. c., S. 393 und diese Arbeit S. 104. — R. Owen ist dagegen ganz anderer Meinung: „The appendix is terminal, but is long and convolute in the Orangs (Pithecus)“, l. c., S. 434.

[2]) Muthmann, E., l. c. Fig. 11, Taf. 5/6.

[3]) Nuhn, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. S. 55. Fig. 76. 1878.

Ursprunge, so auch des weiteren im ganzen Verlauf der Processus vermiformis die gleiche Richtung medial- und cranialwärts bewahrt — wenn man von den zwei besonderen Abbiegungen absieht —, und dass nur das stumpfe Ende unter starker Bogenbildung nach rechts sich wendet.

Unter den in Betracht kommenden Peritoneumfalten hat die Plica ileo-caecalis inf. eine relativ geringere Ausbildung als bei Hylobates agilis. Auch im Verhältnisse zu der grossen Länge des Wurmfortsatzes ist sie klein. Ihr Zusammenhang mit dem Ileum beschränkt sich auf eine 9 mm lange Strecke von der Einmündung in den Dickdarm ab, und zwar auch hier immediat gegenüber von dem Mesenteriumansatz. An dem medialen Rand des Cäcalapparates lässt sich die Bauchfellduplikatur auf eine Ausdehnung von 31 mm verfolgen, wovon 19 mm auf den Processus vermiformis kommen. Ihr medialer freier Rand hat eine ausgesprochene halbmondförmige Gestalt, was sich ohne weiteres aus der medial- und cranialwärts gerichteten Lagerung des Wurmfortsatzes ergeben möchte. Im ganzen ist die Plica ileo-caecalis inf. frei von Gefässen, Arterien und Venen, speziell in ihren oberen Partien. Nur an der untersten Spitze sieht man einen Zweig der Art. ileo-caecalis post. einwandern, welcher rückwärts verlaufend den freien Rand verfolgt, um sich allmählich in der Abgabe feinster Äste zu erschöpfen. Und zwar ist das Eintreten dieses kleinen arteriellen Astes dadurch möglich, dass die distalste, spitz auslaufende Portion der Plica ileo-caecalis inf. mit dem Mesenteriolum post. verschmolzen erscheint. Im übrigen ist erstere vollkommen selbständig und von den zwei Gefässfalten völlig unabhängig.

Unter diesen ist besonders die hintere, das Mesenteriolum post., ausserordentlich stark, wenn auch im Hinblick auf die ganze Länge des Processus vermiformis ein Missverhältnis besteht zu ihren Ungunsten, was ja offenbar die Falten- und

Windungenformationen des Darmteiles erzeugt (vgl. Textfig. 52). Die Höhe der abgehobenen Peritoneumduplikatur beträgt an der Kreuzung mit dem Ileum etwa das Doppelte von der Plica ileo-caecalis inf., weiter caudalwärts ist sie allerdings gelegentlich viel minderer, dabei im ganzen in progressiver Abnahme nach dem blinden Pole zu. Dieser wird nicht ganz erreicht. Es verstreicht die Faltenbildung schon vorher (12 mm) in dem

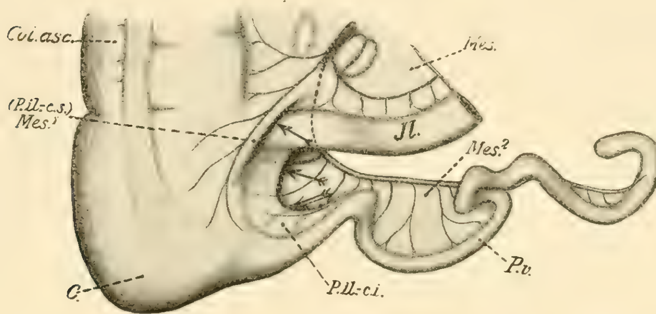


Fig. 52. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum beim Orang (noch jugendliches Exemplar). Die Darmteile sind in situ, nicht aufgeblasen. $^4/_5$ Naturgrösse.

Ansicht von vorn.

C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior;
P. v. = Processus vermiformis.

Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.

Die Pfeile »→ zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

serösen Überzug des Processus vermif. Von da verläuft die Art. ileo-caecal. post., welche vorher den freien Rand des Mesenteriolum post. inne hat, direkt der Darmwandung an-

gelagert. Zahlreich sind die Gefässe, welche von dem arteriellen Hauptstamm auf dem langen Verlauf abgegeben werden und in relativ regelmässigen kurzen Abständen ziehen dieselben nach dem Cäcum bzw. nach dem Processus vermiformis. — Die kleine Verzweigung an die Plica ileo-caecalis habe ich bereits erwähnt.

Viel weniger auffallend ist demgegenüber das Mesenterium ant. Als eine kleine Falte präsentiert sich dasselbe, welche noch in einem gewissen Abstande von dem Ileo-cäcal-Winkel sich von der Mesenteriumoberfläche ablösend in ausgesprochen schrägem Verlauf über die Vorderseite des Ileum nach der medialen Cäcumwand zieht. Hier geht die Serosaduplikatur unmittelbar in die Peritoneumbekleidung dieser letzteren über. Nichtsdestoweniger hat die Art. ileo-caecalis ant. noch eine gewisse Stärkeentwickelung und gibt relativ kräftige Seitenäste an den Blinddarm bis zum Beginn des Wurmfortsatzes. — Ein besonderer Zusammenhang mit der Plica ileo-caecalis inf. ist nicht nachweisbar.

Nach der gegebenen Schilderung ist der Recessus ileocaecalis ant. wenig tief; nur oben abgeschlossen an der Ablösungsstelle von der vorderen Fläche des Mesenterium geht er, wie wir es schon so oft gesehen, distalwärts rinnenförmig aus. Die vordere Wand stellt das Mesenteriolum ant. dar. Die hintere komplexe Wandung bildet das Mesenterium, die Vorderseite des Ileum und auf eine winzige Randausdehnung die Plica ileo-caecalis inf. Als Boden stellt man eine mediale Randzone des Dickdarmes bzw. des Cäcum fest. Der Eingang in den Recessus schaut medial- und caudalwärts.

Viel charakteristischer ist die Bildung der hinteren Bauchfellvertiefung insofern, als sie sich proximal und distal durch Verklebung ihrer weit vorstehenden hinteren Wand, des Mesenteriolum post., mit dem dorsalen Blatt des Mesenterium bzw. mit der Plica ileo-caecalis inf. dartut. Die Paries anterior

setzt sich aus dieser letzteren Bauchfellduplikatur in ganzer Ausdehnung, der Hinterseite des Ileum und des untersten Teiles der dorsalen Fläche des Mesenterium in dem Ileo-cäcal-Winkelraum zusammen. Wie die Pfeile auf der Textfig. 52 zeigen, ist die Fossa ileo-caecalis post. in weiter Ausdehnung von links zugänglich und zwar sowohl von oben als von unten.

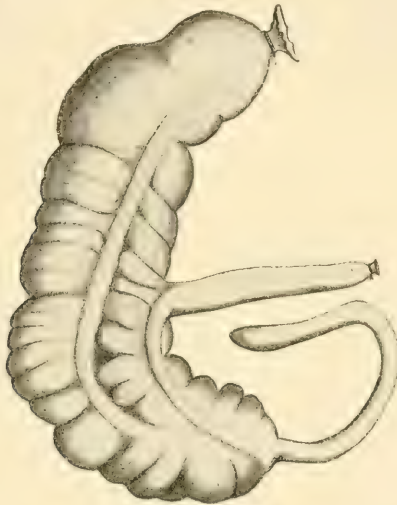


Fig. 53. Kopie aus L. P. Gratiolet und P. H. E. Alix, Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi. Nouvelles archives du Muséum. T. II. 2. année. 1866. Pl. IX. Fig. 6. $^1/_2$ Originalgrösse.
Troglodytes Aubryi-Cäcum.

B. Chimpanse (Textfigg. 53—55).

Wiederholt finden wir in der Literatur die charakteristischen Eigenschaften des Cäcalapparates und besonders des Processus vermif. beim Chimpanse hervorgehoben. Abgesehen davon, dass die Länge der beiden Darmteile, des Blinddarmes (im engeren Sinne) und des Wurmfortsatzes immer wieder sorgfältig erwähnt erscheint und speziell deren Verhalten zu der Länge der übrigen Darmabschnitte und Länge (Rumpflänge)

des Tieres präzisiert wird, ist besonders die Art der Absetzung des Processus vermiformis gegenüber dem Cäcum nachhaltig dargetan. Dadurch nämlich, dass eine mehr plötzliche Verengerung beim Übergang der beiden ineinander vorliegt, ist eine grössere Menschenähnlichkeit hervorgerufen, als es z. B. die conische, allmähliche Bildung bedingt, welche wir beim Orang kennen lernten. Die schärfere Absetzung des distalen Abschnittes von dem proximalen Teile des Cäcalapparates heben vor allen Dingen Broca[1]), Vrolik[2]), Gratiolet und Alix[3]) (vgl. Textfig. 53), Owen[4]), auch Ehlers[5]) hervor. Im übrigen ist gelegentlich auch betont, dass der Blinddarm und der Processus vermif. allseitig von serösem Überzug bedeckt, vollkommen frei sei gegenüber der Umgebung [Wyman[6])].

Was zunächst die Länge angeht, so möchte ich durch eine tabellarische Zusammenstellung die Angaben der verschiedenen Untersucher kurz fixieren zur Erleichterung des Überblickes. Es ist danach der Processus vermiformis

---

[1]) Broca, P., L'ordre des primates. Bull. de la soc. d'anthropologie de Paris. T. IV. 2e série. 1869. S. 343.

[2]) Vrolik, W., Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpansé. 1841. S. 47: „Le coecum possède, un appendice vermiculaire, qui diffère de celui, que j'ai observé chez l'Orang-oetan, parce qu'il est séparé de l'intestin, par un rétrécissement, tandis que, chez celui-ci il se continue avec lui sans interruption, ainsi que chez un enfant nouveau-né. Au reste cet appendice est très long."

[3]) Gratiolet, L. P., et Alix, P. H. E. Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi. Nouvelles archives du Muséum. T. II. 1866. Die Eigentümlichkeit ist nicht sowohl im Text als vielmehr an einer Abbildung dargetan.

[4]) Owen, R., l. c., S. 434: „In the Chimpanzees (Troglotydes) there is a more marked constriction between the appendix and the caecum."

[5]) Ehlers, E., Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Chimpanse. Abhandlungen d. K. Gesellschaft der Wissenschaft. zu Göttingen. Bd. XXVIII. 1881. S. 45.

[6]) Wyman, J., An account of the dissection of a Black Chimpanzee (Troglodytes niger). Proc. of the Bost. soc. of nat. hist. Vol. V. 1854—56. S. 275: „The coecum was freely movable."

stark entwickelt; doch weist er nicht unbedeutende Unterschiede auf, wenn wir zum Beispiel die Angaben von Gratiolet und Alix[1]): 20 cm — es sollen noch grössere Werte vorkommen — mit den von Mayer[2]) 5,4 cm vergleichen. Die Länge an meinem Exemplar scheint ein Mittelmass darzustellen, 7,3 cm. Auch ist die Längenausdehnung des proximalen weiten Teiles des Cäcalapparates, des eigentlichen Blinddarmes verschieden. Sie kann jedenfalls nach Ehlers[3]) besonders grosse Entfaltung erreichen: 16 cm. In unserem Falle ist nur ein Wert von 2 cm feststellbar im nicht aufgeblähten Zustande. Die Communication mit dem Colon ascendens ist in weitestem Masse gewahrt; doch ist distalwärts eine langsame Verengerung nicht zu übersehen im Bereiche des eigentlichen Cäcum, welche dann etwas mehr plötzlich zunimmt am Beginn des Wurmfortsatzes, so dass der Querdurchmesser nur noch 7 mm beträgt (gegenüber 15 mm oben). Weiterhin bis zum blinden Ende greift bloss noch eine sehr geringe und ganz langsame Abnahme Platz, um schliesslich auf ein Minimum von 2,8 mm herabzusinken. Danach wäre für unseren Fall eine ganz scharfe Absetzung des Processus vermiformis von dem Cäcum nicht annehmbar: Es geht der Übergang mehr „gradatamente", wie es Sperino[4]) nach dem Muster anderer Forscher [Tyson[5]), Flower[6]), Bischoff[7]),

[1]) Gratiolet, L. P., et Alix, P. H. E. l. c., S. 243.

[2]) Mayer, Zur Anatomie des Orang-Utang und des Chimpansen. Arch. f. Naturgeschichte von Troschel. 22. Jahrg. 1856. Bd. I. S. 294.

[3]) Ehlers, E., l. c., S. 45.

[4]) Sperino, G., Anatomia del Cimpanzè. 1897. S. 316: „Il processus vermiformis nel mio Cimpanzè è molto sviluppato: esso costituisce, diminuendo gradatamente in volume, la terminazione del cieco."

[5]) Tyson, E., Orang-Outang, sive Homo sylvestris or the anatomy of a Pygmie compared with that of a monkey an Ape and a Man. 1699. Nach der Fig. 6 ist mehr ein allmählicher Übergang anzunehmen.

[6]) Flower, W. H., l. c., S. 336: „It" — gemeint ist der Dickdarm — „commences by a large conical caecum about three inches long, terminating in a slender vermiform appendix of five inches in length in two young specimens

Cavanna[8])] (vgl. weiter Tabelle III) — auch berichtet. Im ganzen erscheint der Blinddarmapparat scharf nach links und etwas cranialwärts eingebogen; an der Übergangsstelle des Cäcum in den Wurmfortsatz findet die Knickung statt, welche einen rechten Winkel nahezu erreicht. Bis zu dieser Abbiegung zeigt der proximale kurze Schenkel, das eigentliche Cäcum, die äusseren Kennzeichen des Colon: Tänien und Haustra sehr deutlich. Weiterhin besteht distalwärts vollkommen glatte Oberfläche. Die Abknickung und der leicht craniale Verlauf des distalen Abschnittes bedingt im übrigen eine äusserst wichtige Eigentümlichkeit. Es geschieht nämlich dadurch, dass der abschüssigste Teil der ganzen Bildung schliesslich nicht in der Längsachse des Cäcalapparates zu liegen kommt, sondern von der lateralen Wandung geliefert wird. Mit Bestimmtheit zu sagen, ob die Ausbuchtung der lateralen Wand beim Chimpanse bedeutender ist als beim Orang, vermag ich aber nicht. Ich habe leider beide Darmteile nicht in vollem Füllungszustande untersuchen können, was für die Entscheidung wohl von eminenter Bedeutung ge-

I examined, but even longer in the adult. Its thickness is rather less than that of a goose-quill. The passage from the caecum to the appendix is not quite so abrupt as it usually is in man the latter opening into the former by a slightly funnel—shaped orifice; but there is great variation in this respect in different individuals of both species.

[7]) v. Bischoff, Th. L. W., Untersuchung der Eingeweide und des Gehirns des im Winter 1875 in Dresden verstorbenen Chimpansé-Weibchens. Mitteilungen aus dem K. Zoolog. Museum zu Dresden, 1877, herausgegeb. von A. B. Meyer, S. 253: „Bei den beiden Chimpansés und dem Orang bemerkte ich ausserdem, dass der Proc. vermiformis entschieden als das verjüngte Ende des Blinddarmes auftritt, aus dem er sich trichterförmig entwickelt.“

[8]) Cavanna, G., Sulla splacnologia di un Troglodytes-niger. Arch. p. l'Antropologia e la Etnologia. Vol. V. 1876. S. 212: „Il cieco è lungo undice centimetri, ne misura presso o poco sette nel suo massimo diametro: le celle o borse sono molto pronunciate. Alla sommità s'innesta a modo d' imbuto l'appendice vermicolare ed abbiamo dunque qui una disposizione analoga a quella dell' orang e diversa da quella trovata, da Broca sopra uno Cimpanzè nel quale l'appendice vermicolare s'inseriva bruscamente con un orificio alquanto ristretto ed in modo identico a quello che troviamo nell' uomo adulto.“

wesen wäre. Wenn nun auch der Grad der Entwickelung des blinden Endes, der blinden Aussackung, des eigentlichen Cäcum, nicht bestimmbar war, das eine ist sicher, dass wir hier beim Chimpanse genau wie beim Orang Zustände antreffen, welche wir bei den niederer stehenden Primaten nicht kennen, die vielmehr ganz an menschliche Zustände erinnern, wo ja der Processus vermiformis sich am linken Rande des Cäcum im engeren Sinne anschliesst, während auch hier der stumpfe Pol dieses letzteren eine mehr oder minder starke Aussackung der eigentlichen lateralen Darmwandung darstellt.

Auch in unserem Fall wie bei Wyman ist der gesamte Cäcalapparat frei von jeder Verwachsung mit der dorsalen Ausbreitung des Peritoneum parietale (im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Simia satyrus, wo ja auch das Colon ascendens in toto die hintere Anheftung besitzt). Nur die uns durch die Untersuchung geläufig gewordenen drei Peritonealduplikaturen finden sich hier vor. Diese Bildungen scheinen aber das Interesse der Autoren, welche die Baucheingeweide vom Chimpanse beschrieben, nur sehr wenig wachgerufen zu haben. Ehlers[1]) und Sperino[2]) bringen allein nur ganz kurze Notizen. Tatsächlich sind aber, wie gesagt, neben der Plica ileo-caecalis inf. auch die zwei Mesenteriola nachweisbar.

---

[1]) Ehlers, E., Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Chimpanse. Abhandlungen der K. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XXVIII. 1881. S. 46: „Neben dem auffallend grossen Cäcum und dem langen Processus vermiformis war vom Mesenterium mit einer hohen Falte eine tiefe Fossa ileo-caecalis entwickelt.“

[2]) Sperino, G., l. c., S. 316: „Era pure bene sviluppato il mesenteriolo nel cui margine libero decorreva l' arteria appendicolare, seguendolo fino al suo termine. — La fossetta ileo-coecale superiore era poco evidente, mentre è pronunciatissima la inferiore, la quale, di forma prismatica triangulare, misura in lunghezza circa 2 cent.: la sua apertura permette facilmente l'introduzione dell' apice del dito mignolo.“

Tabelle

Tabellarische Übersicht über die in der Literatur vorhandenen Angaben über die Bauchfellfalten und Bauch-

Lfde. Nummer.	Autor	Zahl der untersuchten Exempl.	Geschlecht	Grösse	Cäcalappa- Länge im ganzen	Abgrenzung eines Processus vermiformis	Art der Abgrenzung	Länge des eigentlichen Cäcum
1	Tyson	1	♂	—	—	vorhanden	nach Fig 6 ist mehr ein allmählicher Übergang anzunehmen	—
2	Vrolik	1	♀	74 cm bei möglichst gestreckten Beinen	—	„	mehr plötzlich	—
3	Wyman	1	—	—	—	—	—	—
4	Mayer	1	♀	3 Fuss u. 3 Zoll	—	vorhand.	—	—
5	Embleton	1	♂	junges Exemplar	6¾ inches	„	—	2¼ inches
6	Huxley	—	—	—	—	„	—	—
7	Gratiolet u. Alix	1	♀	ausgewachs. Exempl. 50 cm: v. ober. Rand des Sternum z. Vulva	27 cm wenigstens	„	scharfe Abgrenzung am unteren Ende des Cäcum	6—7 cm
8	Broca	—	—	—	—	„	es soll plötzl. Absetzg. sein	—
9	Flower	2	—	jugendl. Exemplare	8 inch.	„	conisch	3 inches
10	Bischoff (1875)	1	♀	110 cm Länge des ganzen Tieres	ca. 28 cm	„	—	6—8 cm
11	„	1	♂	jugendl. 55—56 cm gross: skelettiert	—	„	trichterförmig	6,75 cm
12	„	1	?	jugendl. 58 cm: m. gestr. Beinen gemessen	13—14 cm	„	„	5 cm
13	Cavanna	1	♀	40 cm von d. Mundspalte bis zum anus	27 cm	„	allmähliche Abgrenzung	11 cm
14	Bolau	1	♂	jugendlich. Exemplar (Milchgebiss vollst.)	—	„	—	—
15	Chapman	1	♀	28½ inch. v. crown of head to sole of the feet	—	„	—	—
16	Ehlers	1	♀	ausgewachs.: Scheitelsteissbein 64,5 cm	31 cm	„	scharfe Absetzung des Process. verm.	16 cm
17	Sperino	1	♀	2 Jahre alt: Scheitelsteissbeinlänge 40 cm	21 cm	„	allmähliche Abgrenzung	6 cm
18	Keith	—	—	—	—	—	—	—

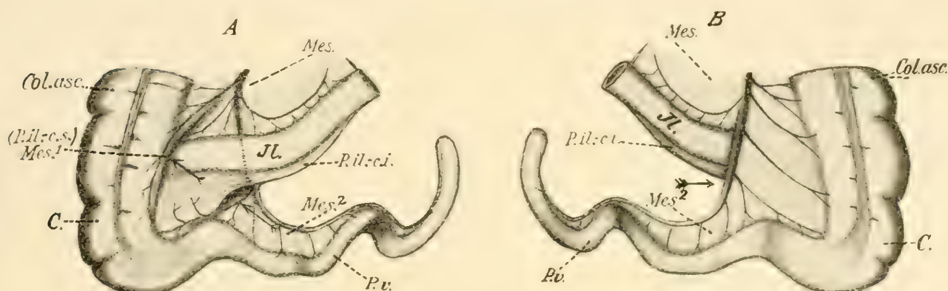
III.
über den Cäcalapparat beim Chimpanse nebst einigen Bemerkungen
felltaschen der Ileo-cäcal-Gegend.

rat	Plica ileo-caecalis inf.						Recessus ileo-caec. ant. (sup.)		Recessus ileo-caec. post. (inf.)		
Länge des Processus vermiformis	Gestaltung	Gefässführung	Anheftung am Ileum	Anheftung a. Cäcalappar.	Mesenteriolum anterius	Mesenteriolum posterius	Gestaltung	unterer Abschluss	Gestaltung	unterer Abschluss	Bemerkungen
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Proc. vermiformis ist „in all circumstance so like to that in Man.“
sehr gross	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	49 cm Länge (Scheitel-Steiss)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Caecum was freely movable
2½ inches	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4½ inches	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
gross	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Cäcum ist Menschen ähnlich
20 cm wenigst.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
grösser als b. Mensch.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5 inches	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8—9 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Übergang d. Cäcum in den Proc. vermif. wie beim Orang
8 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6½ inches	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15 cm	—	—	—	—	—	—	—	—	tief	—	„Neb. d. auff. gross. Cöcum u. den l. Proc. vermif. war v. Mes. m. einer hoh. Falte e. tiefe Fossa ileo-coec. entwick.“ p. 46. l. c.
15 cm	—	—	—	—	—	gut entwickelt	gering	—	tief	vorhanden	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Erstere ist besonders gross. Vor allen Dingen fällt ihre lange Anheftung an dem freien Rande des Ileum gegenüber von dem Mesenteriumansatz deutlich auf. Sie beträgt 38 mm von dem Ileo-cäcal-Winkel ab gerechnet; etwas geringer, ja sogar wesentlich kürzer (im ganzen 22 mm) ist die Verbindung mit dem Cäcalapparat, von der Einmündungsstelle des Ileum in den Dickdarm reicht sie etwas (ca. 1 cm) auf den Processus vermiformis herab. Sie befindet sich am medialen Rande des Darmteiles, soweit der eigentliche Blinddarm in Frage kommt, weiterhin am oberen Rande des Wurmfortsatzes nach der Knickung. Die freie Kante ist medialwärts orientiert, S-förmig ausgeschweift, wie die Textfigur 54 deutlich erkennen lässt. Im ganzen ist die untere Ileo-cäcal-Falte gefässlos, nur am distalen Rande derselben erkennen wir zwei kleine, immerhin etwas ansehnliche Zweige, die nur auf kurzer Strecke makroskopisch verfolgbar sind und in dem bindegewebigen Substrat der Bauchfellduplikatur selbst sich aufteilen. Das Auftreten von Gefässen ist besonders dadurch sehr leicht ermöglicht, dass die Plica ileo-caecalis an dem distalsten Winkel ihres Ansatzes sich mit dem Mesenteriolum post. auf nur ganz kurzer Strecke (ca. 8 mm) und in schmaler Zone verklebt. Auf diesem Wege können ohne weiteres arterielle (und venöse Zweige aus der Gefässfalte in die untere Ileo-cäcal-Duplikatur aufgenommen werden, wohl zu ihrer eigenen Versorgung. — Im freien Rande dieser letzteren ist kein besonderer Blutleiter nachweisbar. — Ein gelegentliches Auftreten eines solchen an dieser Stelle möchte ich aber in keiner Weise in Abrede stellen.

In toto umfangreicher gestaltet sich das Mesenteriolum post. Die Loslösung geschieht von der Hinterfläche des Mesenterium, etwas oberhalb des Ileum. Frei zieht es über die Hinterfläche dieses letzteren hinab. Es springt allerdings nicht soweit medialwärts vor als die Plica ileo-caecalis inf. Die

Höhe der maximalen Abhebung beträgt (etwas distalwärts von dem unteren Rand des Dünndarmendes) wohl nur die Hälfte der Länge des Ileumansatzes der unteren Ileo-cäcal-Falte, was unmittelbar sowohl von der dorsalen als von der ventralen Ansicht zu erkennen ist. Doch es reicht das Mesenteriolum post. viel weiter distalwärts bis dicht an das blinde Ende des Processus vermiformis; bloss auf einer Ausdehnung von ca. 1 cm ist an dieser Stelle das Bauchfelldoppelblatt verstrichen



Figg. 54 und 55. Peritonealverbindungen an der Übergangsstelle des Ileum in den Dickdarm und am Cäcum bei Troglodytes niger (ausgewachsenes Exemplar). Die Darmteile sind in situ, nicht aufgeblasen. $^4/_5$ Naturgrösse.
A Ansicht von vorn; B Ansicht von hinten.
C. = Cäcum;
Col. asc. = Colon ascendens;
Il. = Ileum;
Mes. = Mesenterium;
Mes.[1] } = Mesenteriolum anterius;
(Pl. il.-c. s.) } = (Plica ileo-caecalis sup.)
Mes.[2] = Mesenteriolum posterius;
Pl. il.-c. i. = Plica ileo-caecalis inferior;
P. v. = Processus vermiformis.
Der Pfeil >→ zeigt die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) an.
Die Pfeile »→ zeigen die Zugangsrichtung in den Recessus ileo-caecalis post. (inf.) an.

in dem glatt anliegenden serösen Überzug. Die Verschmälerung der ganzen Anlage gegenüber der eben notierten maximalen Höhe ist distalwärts eine schnelle, dabei nicht völlig gleichmässige, was mit der wellenförmigen Gestaltung des Wurm-

fortsatzes in engstem genetischem Zusammenhang stehen dürfte; insofern nämlich als mit der Involution des Endstückes des Cäcalapparates auch eine relative Volumensverminderung und Verkürzung des Hauptgefässes jedenfalls Platz greift, wird eine Faltung des Darmteiles (wie beim Orang) bedingt, welche sich ihrerseits auf Kosten der Bauchfellabhebung ausbildet [1]). Die Art. ileo-caecalis post., auf welche es dabei ankommt, ist immerhin ausgeprägt und deutlich in der freien Kante der Falte nachweisbar; allein am distalsten Ende liegt sie der Darmwandung glatt an. Sie sendet in ziemlich regelmässigen Abständen Zweige an das Cäcum und an den Wurmfortsatz. Die proximal gelegenen sind natürlich dabei stärker; die distalen in Anbetracht des kümmerlichen, involvierten Versorgungsgebietes viel geringer. Ein Ast nimmt dabei besondere Stellung ein und erscheint von wesentlichem Werte, nämlich derjenige nach dem Knickungswinkel zwischen Blinddarm und Processus vermiformis, insofern als von ihm aus die Zweige in die Plica ileo-caecalis inf. abgehen und er weiterhin eine Anastomose mit der Art. ileo-caecalis ant. eingeht.

Diese ist schwächer wie das homologe hintere Gefäss, immerhin aber gut ausgebildet, zur Vorderseite des Cäcum bis zu dessen Abbiegung sich verteilend. Auch die Peritonealfalte, deren freien Rand sie einnimmt, ist weit weniger hervortretend als das entsprechende Mesenteriolum post., sowohl an der Ablösungsstelle von der Ventralfläche des Mesenterium, wo sie eine maximale Höhe von 5 mm besitzt, als in dem Verlauf zum Blinddarm, wo sie schon proximal von der winkligen Abknickung in den Serosaüberzug verstreicht.

Wie eine Differenz in der Entwickelung der beiden Gefässfalten in so hohem Masse nachweisbar ist, so erscheinen

[1]) Man vgl. dazu auch W. H. Flowers Angabe, l. c., S. 336: „As the appendix is double the length of the mesenteric fold which is attached to its inner border, it is coiled several times.“

Tabelle IV.

Tabellarische Übersicht über die in der Literatur vorhandenen Angaben über den Cäcalapparat beim Gorilla (nebst Bemerkungen über die Bauchfellfalten der Ileocäcal-Gegend).

Lfde. Nummer	Autor	Geschlecht	Grösse	Cäcalapparat					Angaben über die Peritonealfalten in der Ileo-cäcal-gegend	Bemerkungen
				Länge im ganzen	Abgrenzung eines Processus vermiformis	Art der Abgrenzung	Länge des eigentlichen Cäcum	Länge des Processus vermiformis		
1	Flower	keine Angaben	keine Angaben	keine Angaben	vorhanden	keine Angabe	keine Angaben	8½ inches	keine Angaben	Das Präparat war schlecht erhalten
2	Bolau	♂	(2 Jahre alt) 800 mm Gesamtlänge	18,5 cm	,,	,,	9 cm	9,5 cm	,,	Bei der Körpermassbestimmung waren d. Knie etwas gebog.
3	,,	♂	(jung) 52 cm Gesamtlänge	9,5 cm	,,	,,	4,5 cm	5 cm	,,	20 Milchzähne noch vorhanden
4	,,	♀	(sehr jung) 48 cm Gesamtlänge	11,0 cm	,,	,,	5,5 cm	5,5 cm	,,	Milchgebiss noch unvollständig
5	Chapman	♂	21 inches Gesamtlänge	keine Angaben	,,	,,	keine Angaben	2½ inches	,,	—
6	Bischoff	♀	60 cm Gesamtlänge	11,0 cm	,,	Nicht trichterförmig wie beim Menschen	5 cm	6 cm	,,	Aus der beigegeben. Abbildung ist nichts Positives üb. d. Peritonealfalt. z. entnhm.
7	Broca	—	—	—	—	—	—	länger als b. Menschen	—	Allgemein gehaltene Bemerkung
8	Bischoff	—	—	—	—	—	—	,,	—	,,
9	Huxley	—	—	—	—	—	—	Processus vermif. ist lang	—	—

natürlich auch die beiden Recessus ileo-caecales ant. (sup.) und post. (inf.) sehr verschieden in der Ausbildung, deren vordere bzw. hintere Wandung ja durch diese Peritoneumdoppelblätter gegeben sind. Der vordere (obere) Recessus öffnet sich distalwärts rinnenförmig auf die mediale Cäcumwand, nach dem Ursprunge des Processus vermiformis zu. Diese mediale Blinddarm- und weiter oben die Colonrandzone bilden auch den Grund der Vertiefung. Ihr dorsaler Abschluss setzt sich zusammen aus der Vorderseite des Ileum in geringer Ausdehnung, der ventralen Seite des Mesenterium in schmaler Strecke und der Plica ileo-caecalis inf. in ihrem engsten lateralen oberen Abschnitt.

Dieselben Gebilde bauen die Paries anterior des hinteren (unteren) Recessus ileo-caecalis auf, nur in viel weiterer Zone jeweilig und von der Dorsalseite jedesmal. Ganz ähnlich wie vorn, so ist auch hinten der Grund der Vertiefung geartet. Wesentlich different ist dagegen der weitere Abschluss, der sich nicht in Gestalt eines rinnenförmigen Auslaufens darstellt, sondern durch Verklebung der Plica ileo-caecalis inf. mit der hinteren Gefässfalte äusserst manifest erscheint und der ganzen Peritoneumeinsenkung die Gestalt einer tiefen Tasche verleiht (Ehlers, Sperino). — Die Öffnung des Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) schaut nach links und unten; ähnlich, doch mehr rein nach innen zu ist der Eingang in den hinteren Recessus orientiert.

C. Gorilla (Textfig. 56).

Es sei gleich hervorgehoben, dass mir kein Spiritusmaterial zur Präparation zu Gebote stand zum Zwecke der Kenntnisnahme der Verhältnisse beim Gorilla. Auch bei dieser Arbeit bin ich denn also zur Vervollständigung der Untersuchung darauf angewiesen, lediglich Literaturangaben zu sammeln.

Soweit scheint unter den Autoren, welche dabei in Frage kommen, Einigkeit zu bestehen, dass ein von dem eigentlichen Cäcum abgesetzter Processus vermiformis vorkommt, welcher gross [Chapman[1]), Huxley[2])], sehr gross ist [Flower[3])], grösser als beim Menschen erscheint [Broca[4]), Bischoff[5])]. Da liegen nun allerdings des weiteren ziemlich differente Resultate im einzelnen vor. In der Tabelle IV habe ich die zahlenmässigen Angaben kurz zusammengestellt. Zugleich kann man aus derselben einige Notizen über den proximalen Abschnitt des Blinddarmapparates und hinsichtlich der Art und Weise des Überganges der beiden Teile ineinander entnehmen. Am eingehendsten ist noch Bischoffs Darstellung in seiner Spezialarbeit über den Gorilla. Bei dem weiblichen jugendlichen Exemplar, welches noch 20 Milchzähne hatte und 60 cm Länge zeigte vom Scheitel bis zur Ferse bei möglichst gestreckten Knien (Scheitel-Steiss-Entfernung: 40 mm): „War der Blinddarm .... ansehnlich gross, 5 cm lang; ebenso der Processus vermiformis, 6 cm lang und 6 mm

---

[1]) Chapman, H. C., On the structure of the gorilla. Proceed. of the acad. of nat. sciences. 1878. S. 393: „The vermiform appendix was present, and measured two and a half inches.“

[2]) Prof. Huxley's Lectures on „the structure and classification of the mammalia“, . . . Medic. Tim. and Gaz. 1864. Vol. I. S. 564: „The caecum very large, and provided with a long vermiform appendix.“

[3]) Flower, W. H., l. c., S. 337: „Unfortunately the caecum is so mutilated that its true size or form cannot be determined, but the vermiform appendix remains attached to it, eight inches and a half in length, and of uniform thickness, about that of the barrel of a swan quill.“

[4]) Broca, P., L'ordre des Primates. Parallèle anatomique de l'homme et des singes. Bull. de la soc. d'anthrop. de Paris. T. IV. 1869. S. 343: „Celui du gorille “— gemeint ist der Processus vermiformis — „et celui du chimpansé sont même plus longs que celui de l'homme.“

[5]) v. Bischoff, Th. L. W., Untersuchung der Eingeweide und des Gehirns des im Winter 1875 in Dresden verstorbenen Chimpansé-Weibchens. Mitteilungen aus dem K. Zool. Museum zu Dresden. 1877. Herausgeg. von A. B. Meyer, S. 253: „Dagegen muss man den Processus vermiformis bei den Anthropoiden für länger als bei dem Menschen erklären“ — ob dabei im speziellen auch Gorilla gemeint ist, kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Durchmesser. Dieser Wurmfortsatz geht nicht trichterförmig, sondern wie beim erwachsenen Menschen plötzlich in der Nähe der Einsenkung des Dünndarms von dem Blinddarm ab (vgl. Textfig. 56). Das Cöcum liegt ganz frei beweglich ringsherum in das Bauchfell eingeschlossen. . . . Das Cöcum und Colon ascendens sind weit, haben stark entwickelte Haustra und besitzen aufgeblasen und dann wieder entleert und platt

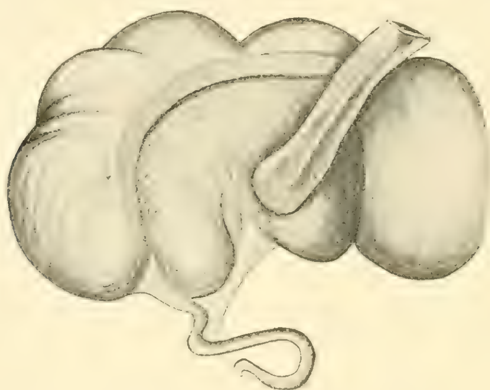


Fig. 56. Kopie aus Th. L. W. Bischoff, Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abh. der Math.-phys. Kl. d. k. bayer. Akad. d. Wiss. Bd. XIII. 1880. 3. Abt. Fig. XI. Der Blinddarm mit dem Wurmfortsatz des Gorilla. $^{1}/_{2}$ Originalgrösse.

zusammengefallen einen Durchmesser von 7 cm." . . . „Das Colon ascendens ist dagegen unbeweglich befestigt"[1]).

Wesentlich ist daraus zu entnehmen, abgesehen von der ganz menschenähnlichen Bildung des eigentlichen Cäcum, die nicht minder nach dieser Hinsicht ausgestaltete Absetzung des Wurmfortsatzes. Bischoff hebt besonders die plötzliche Absetzung des verengten Darmteiles von dem proximalen weiten Abschnitt hervor. Für Flower ist von besonderem Werte, dass „It opens into the side of the cæcum by a small vulvular

[1]) v. Bischoff, Th. L. W., Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandlungen d. Math.-physik. Klasse der K. Bayer. Akademie d. Wissenschaft. 1880. Bd. XIII. III. Abt. S. 38/39.

orifice“[1]). Es scheinen also, jedenfalls was die Organisation des Blinddarmapparates angeht, ausgesprochen menschenähnliche Zustände vorzuliegen. Leider fehlen aber über die Peritonealfalten der Ileo-cäcal-Gegend jegliche besondere Literaturangaben[2]), was um so bedeutsamer ist, als in dieser Beziehung vielleicht eine Anordnung zu erwarten ist, die den Verhältnissen beim Menschen mehr entspricht als beim Chimpanse, insofern als das Colon ascendens an der hinteren Bauchwand fixiert ist, während nur das Cäcum und der Processus vermiformis frei beweglich erscheinen. Auch aus der Abbildung von Bischoff (vgl. Textfig. 56) ist nichts Positives zu entnehmen.

14. Mensch.

Material: 50 Bauchorganepräparate vom Erwachsenen, zum Teil in situ; 7 Bauchorganepräparate von Neugeborenen, sämtlich in situ; 18 menschliche Feten (der verschiedenen Stadien von einer Grösse von 10 cm [Glabella-Steiss] aufwärts. (Textfigg. 57—68.)

Wenn wir nun dazu übergehen die Verhältnisse beim Menschen zu betrachten, so müssen wir ja bekanntermassen mit einer ungeheueren Variabilität rechnen in der Bildung der uns interessierenden Darmteile und fernerhin mit ausserordentlichem Mangel an Konstanz in der Anlage der mit denselben in inniger Beziehung stehenden Peritoneumfalten. Es mag dies wohl auch ein Grund sein für die so späte Entdeckung der Recessus ileo-caecales, auf die ja erst nach den ersten Angaben von Huschke[3]) die Untersuchung von Treitz ernst-

[1]) Flower, W. H., l. c. S. 237.

[2]) Bolau, H., bemerkt z. B. bloss für seinen 2jährigen Gorilla (I), Die menschenähnlichen Affen des Hamburger Museums. Abhandl. aus d. Gebiet der Naturwissenschaften, herausgeg. von dem Naturwiss. Verein zu Hamburg. 1876. S. 78: „Der Wurmfortsatz wird durch eine Falte des Mesenteriums in schneckenförmiger Aufrollung erhalten.“ Von den 2 jugendlichen Exemplaren macht er keinerlei Angaben.

[3]) Huschke, E., Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers. Leipzig 1844. S. 198. Soemmerings Handbuch.

lich das Augenmerk lenkte[1]). Übereinstimmend sind zahlreiche unserer Klassiker darin, dieselben als sehr variabel anzusprechen[2]). Tatsache ist, dass die übliche Darstellung der Anordnung der Plica ileo-caecalis inf., des Mesenteriolum (post.) und der Plica ileo-caecalis sup., welche ja einem Mesenteriolum ant. homolog ist, nur selten in vollkommener Ausgestaltung zu finden ist, sei es, dass wir es mit Feten, mit Neugeborenen oder mit Ausgewachsenen zu tun haben. Ich stehe nicht an, die besonderen Druckverhältnisse durch die enorme Leberentwickelung als Erklärung für diesen Zustand in den ersten Stadien anzuführen, ebenso wie weiterhin der aufrechte Gang beim Erwachsenen ein äusserst wichtiges causales Moment darstellen dürfte, welches sich auch in der ontogenetischen Entwickelung auf dem Wege der Vererbung geltend machen möchte. Und in der Tat durchgehen wir die einzelnen Lehrbücher und Spezialarbeiten auf ihre Darstellung der Plicae ileo-caecales, durchmustern wir die beigegebenen Abbildungen, so werden wir erstaunt sein über die Differenzen, welche dabei auftreten.

Auf die Unterschiede, welche Cäcum und Processus vermif. dartun, möchte ich nicht weiter eingehen; dieselben sind ja des öfteren von sachkundiger Feder beschrieben. Ich darf vielleicht nur kurz als Resultat meiner Erfahrung die Ansicht bekunden, dass beim Fetus und Neugeborenen nur wenig häufig die klassische freie Lage des Wurmfortsatzes vorliegt, und dass Verwachsungen mit dem anliegenden Serosaüberzug der hinteren Bauchwand, ebenso wie seitliche Verlagerung

---

[1]) Treitz, W., Hernia retroperitonealis. Ein Beitrag zur Geschichte der inneren Hernien. Prag. 1857.

[2]) Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1890. 2. Bd. S. 87. Merkel, Fr., Handbuch der topogr. Anatomie. 1899. 2. Bd. S. 585. Poirier, P., et Charpy A., Traité d'anatomie humaine. 1901. V. IV. S. 338—339. Corning, H. K., Lehrbuch der topogr. Anatomie. 5. Aufl. 1914. S. 448.

nach rechts und links und auch nach oben mindestens ebenso häufig sind wie beim Erwachsenen.

Der Abgang der Ileo-cäcal-Falte, speziell der Plica ileocaecalis inf., von der Peritoneumbekleidung des Dünndarmendes ist ganz verschieden angegeben. Jedenfalls können wir hier nicht immer den typischen Abgang nachweisen, welchen wir im Laufe der Untersuchung an allen Formen antrafen, nämlich gegenüber von dem Ansatz des Mesenterium. Lusch-

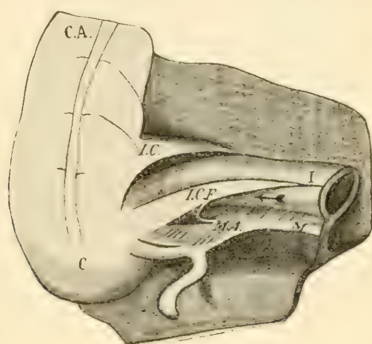


Fig. 57. Kopie aus C. B. Lockwood and H. D. Rolleston, On the fossae round the caecum, and the position of the vermiform appendix. . . . . Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVI. 1892. S. 137. Fig. 3. — The folds about the caecum. C., caecum; C. A., ascending colon; I., ileum; I. C., ileo-colic fold; I. C. F., ileo-caecal fold; M., mesentery; M. A., mesoappendix. The arrow marks the superior ileo-caecal fossa. $^1/_2$ Originalgrösse.

ka[1]) beschreibt schon diese Eigentümlichkeit, wenn er sagt: „Diese Duplikatur“ — gemeint ist die Plica ileo-caecalis inf. — „hat ihre Lage zum Teil am vorderen, zum Teil am lateralen Umfang des Dünndarmendes.“ In diesem Sinne ist besonders das Bild in der Arbeit von Lockwood und Rolleston[2]),

[1]) Luschka, H., Die organische Muskulatur innerhalb verschiedener Falten des menschlichen Bauchfells. Arch. f. Anat. und Phys. 1862. S. 207.

[2]) Lockwood, C. B., and Rolleston, H. D., The fossae round the caecum, and the position of the vermiform appendix with special reference to retroperitoneal hernia. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVI. 1892. S. 137. Fig. 3.

welches von Corning[1]) übernommen ist, von grosser Bedeutung (vgl. Textfig. 57). In demselben erkennt man bei proximalwärts herangezogenem Ileum wie ganz dicht oberhalb von der Befestigung des Mesenterium, von der unteren Fläche der Darmwand, des Ileum, die Abhebung der Peritoneumduplikatur gezeichnet ist, welche der Ileo-cäcal-Falte entspricht. Es hätte sich danach hier der Übergang dieser Plica in den Serosaüberzug um 90° cranialwärts verschoben und zwar auf die Dorsalfläche des Dünndarmendes. In gleicher, allerdings etwas weniger auffälliger Art hat schon Luschka[2]) den Abgang des Mesenteriolum von der Ileumwandung gekennzeichnet (vgl. Textfig. 58). Ähnliches kann man aus der Fig. 149 von Testut und Jacob[3]) entnehmen. Die Annäherung der Plica ileo-caecalis inf. an den Mesenteriumansatz ist hier vielleicht etwas weniger stark angegeben. Desgleichen bei Poirier[4]). Dies erhellt auch aus der Querschnittskizze aus Testuts[5]) Handbuch der Anatomie (Textfig. 59).

Umgekehrt sehen wir in der Figur von Sobotta[6]) ein ausserordentlich weit proximalwärts reichendes Ausgreifen der Plica ileo-caecalis inf. auf der vorderen Oberfläche des Ileum, so dass man zunächst der Ansicht sein könnte, es nähere sich die Abhebung der Falte ganz der oberen Seite des Mesenterium (Textfig. 60). Denselben Eindruck erweckt auch Toldts[7])

---

[1]) Corning, H. K., l. c., S. 447.

[2]) Luschka, H., Über die peritoneale Umhüllung des Blinddarmes und über die Fossa ileo-caecalis. Virchows Arch. 21. Bd. 1861. S. 287 und Taf. IV, Fig. 3.

[3]) Testut, L., et O. Jacob, Traité d'anatomie topographique. 1906. T. II. S. 216.

[4]) Poirier, P., et A. Charpy, Traité d'anatomie humaine. T. IV. 1901. S. 339. fig. 182

[5]) Testut, L., Traité d'anatomie humaine. Vol. IV. 1905. S. 205. fig. 198.

[6]) Sobotta, J., Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. 1904. II. Abt. S. 300. Fig. 338.

[7]) Toldt, C., Anatom. Atlas. 1914. 4. Lief. Fig. 760.

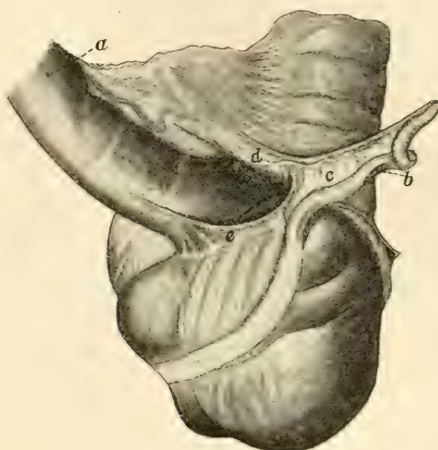


Fig. 58. Kopie aus Luschka, Über die peritoneale Umhüllung des Blinddarmes und über die Fossa ileo-coecalis. Virchows Arch. 21. Bd. 1861. Tafel IV. Fig. 3. $^{2}/_{3}$ Originalgrösse.

Blinddarm eines erwachsenen Menschen (in halber Grösse); a Ende des Dünndarmes; b Wurmförmiger Fortsatz; c Mesenteriolum; d obere, e untere von organischen Muskelfasern durchzogene Wand des Recessus ileo-coecalis.

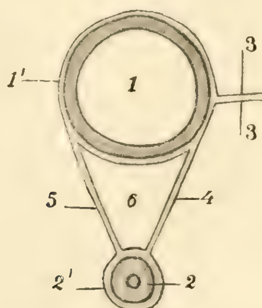


Fig. 59. Kopie aus L. Testut, Traité d'anatomie humaine. 1905. T. IV. Fig. 198. Coupe sagittale de la fossette caecale inférieure, pour montrer son mode de constitution. $^{1}/_{1}$ Originalgrösse.

1. iléon, avec 1'. son revêtement péritonéal. — 2. appendice, avec 2'. son péritoine. — 3. 3. mésentère-, 4. méso-appendice. — 5. repli iléo-appendiculaire. — 6. fossette iléo-appendiculaire ou caecale inférieure.

Wiedergabe (Textfig. 61), ebenso wie Merkels[1]) Figur (Textfig. 62). Den uns bekannten primitiven Verhältnissen entspricht demgegenüber Raubers[2]) und Kopsch'[3]) Abbildung viel eher. Wir erkennen auf derselben, dass sowohl die vordere wie die hintere Seite des Endstückes des Ileum ganz glatt ist, dass dagegen von dem distalen Rand die Plica ileo-caecalis inf. sich abhebt, etwa gegenüber von dem Mesenteriumansatz (Textfig. 63). In dieser Beziehung findet sich jedenfalls in Jonnescos und Juvaras[4]) Darstellung eine sehr präzise graphische Skizzierung. Weniger sind dazu die Abbildungen 64, 65 und 66[5]) geeignet. Ohne weiteres leuchtet aber der Sachverhalt aus den zwei Figuren, welche den Querschnitt des Recessus ileo-caecalis post. (inf.) zugleich mit den anliegenden zwei Darmabschnitten (dem Ileum und dem Processus vermiformis) im Schema anzeigen (Textfig. 67 a u. b)[6]). Wir hätten also ohne Zweifel bei Jonnesco und Juvara den primitivsten Sachverhalt der Beschreibung zugrunde gelegt, von welchem die anderen Varianten durch besondere Ausgestaltung hervorgegangen gedacht werden müssen: 1. Der mehr dorsale Ursprung, durch besondere Verklebung der Plica ileo-caecalis inf. mit der unteren Partie des Bauchfellüberzuges des Ileum, einhergehend mit der Involution des Cäcalapparates. 2. Der mehr ventrale Abgang, durch eigenartige weitgehende Loslösung

[1]) Merkel, F., Die Anatomie des Menschen. Atlas zur Eingeweidelehre. 1915. Fig. 138.

[2]) Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1897. Bd. I. S. 751. Fig. 813.

[3]) Kopsch, Fr., Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. 1907. Abt. 4. S. 331. Fig. 406.

[4]) Jonnesco et Juvara, Anatomie des ligaments de l'appendice vermiculaire et de la fossette iléo-appendiculaire. Le Progrès méd. 22e année. T. XIX. No. 16. S. 273.

[5]) Diese Figur stammt eigentlich von Fr. Merkel, Handb. d. topogr. Anatomie. 1899. 2. Bd. S. 586. Es ist eine von Jonnesco übernommene etwas modifizierte Abbildung.

[6]) Jonnesco et Juvara, l. c., Nr. 17. S. 304.

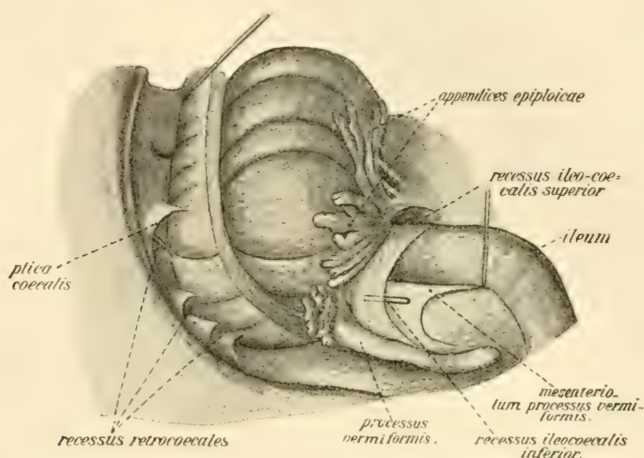


Fig. 60. Kopie aus J. Sobotta, Atlas der descriptiven Anatomie des Menschen. 1904. II. Abt. Fig. 338.
Die Bauchfelltaschen am Cäcum und am unteren Abschnitt des Ileum. Im Recessus ileo-caecalis inferior eine Sonde. $^1/_2$ Originalgrösse.

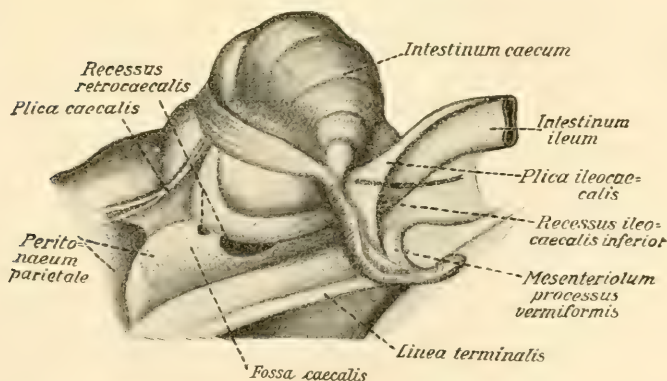


Fig. 61. Kopie aus C. Toldt, Anatomischer Atlas. 1914. 4. Lief. Fig. 760. Fossa caecalis, Recessus retrocaecales und Recessus ileo-caecalis inferior. — Die rechte Dambeingrube mit der rechten Seitenwand des Beckens. Der Blinddarm ist emporgehoben. — Ansicht schräg von vorn und links. $^1/_2$. Nur der obere Teil der Figur ist wiedergegeben. $^4/_5$ Originalgrösse.

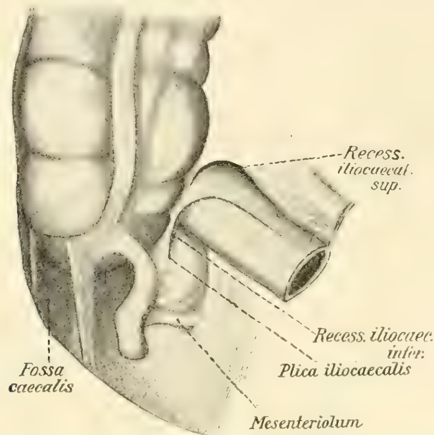


Fig. 62. Kopie aus F. Merkel, Die Anatomie des Menschen. Atlas zur Eingeweidelehre. 1915. Fig. 138. Ende des Dünndarms, Cäcum und Processus vermiformis. Die Recessus in der Umgebung des Dünndarmendes und des Dickdarmanfangs. $^2/_3$ Originalgrösse.

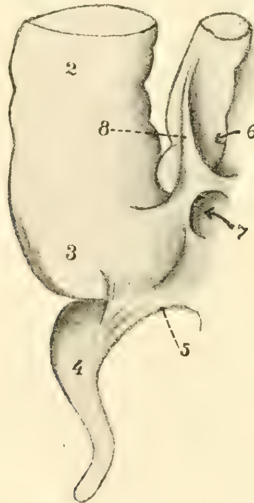


Fig. 63. Kopie aus Fr. Kopsch, Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Abt. 4. 1907. 7. Aufl. Fig. 406. S. 331. Falten und Taschen des Bauchfelles in der Gegend des Blinddarmes. (Vom Neugeborenen.) $^1/_1$ Originalgrösse.

2 Colon ascendens; 3 Caecum; 4 Processus vermiformis; 5 Mesenteriolum processus vermiformis; 6 Recessus ileo-caecalis inf.; 7 Eingang eines Recessus retro-caecalis; 8 Plica ileo-caecalis.

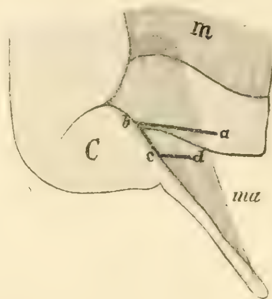


Fig. 64. Kopie aus Jonnesco et Juvara, Anatomie des ligaments de l'appendice vermiculaire et de la fossette iléo-appendiculaire. Le Progrès méd. T. XIX. 1894. S. 275:
Fig. 40: Schéma indiquant la ligne d'insertion du repli iléo-appendiculaire. — C = caecum; M = mésentère iléal; ma = mésoappendice, les lignes pointillées indiquent son trajet derrière l'iléon; ab = insertion du repli iléo-appendiculaire sur l'iléon; bc = même insertion sur le caecum; cd = la même sur le méso-appendice. $^2/_3$ Originalgrösse.

der Bauchfellduplikatur von der Dünndarmserosa, an der oberen Seite des Ileum, vielleicht hervorgerufen durch besondere Tendenz zur Senkung des Darmteiles infolge des aufrechten Habitus.

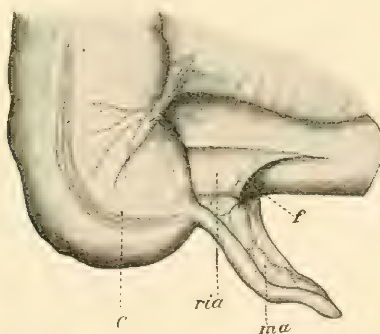


Fig. 65. Kopie aus Jonnesco et Juvara, Anatomie des ligaments de l'appendice vermiculaire et de la fossette iléo-appendiculaire. Le Progrès méd. T. XIX. 1894. S. 273:
Fig. 36: Fossettes iléo-appendiculaire et iléo-caecale antérieure. — c = caecum; f = fossette iléo-appendiculaire; ria = repli iléoappendiculaire; ma = méso-appendice. $^2/_3$ Originalgrösse.

Bezüglich der Verbindungen, welche die Plica ileo-caecalis inf. mit dem Cäcum und dem Processus vermiformis eingeht, habe ich kaum ein Wort hinzuzufügen. Schon aus der Angabe über die hohe Differenz in der Entwickelung des Recessus ileo-caecalis post. geht ohne weiteres die Variabilität in der Entfaltung zur Genüge hervor: Bald ist sie weit vorstehend,

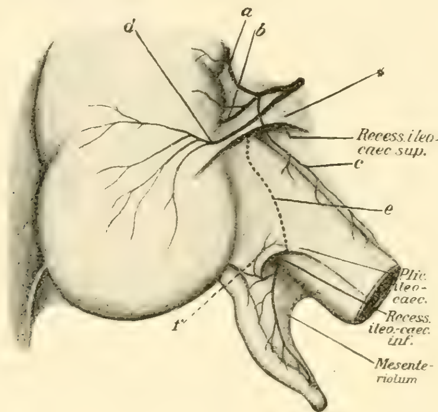


Fig. 66. Kopie aus Fr. Merkel, Handbuch der topographischen Anatomie 1899. 2. Bd. Fig. 193. Schematische Darstellung der Falten und Vertiefungen in der Umgebung des Cäcums, sowie des Verhältnisses der Arterien zu denselben. Letztere mit Benutzung einer Figur von Jonnesco und Juvara eingezeichnet. $^2/_3$ Originalgrösse.

a b c Äste der Art. ileo-colica zum Colon ascendens (a); nach der Rückseite des Cäcum (b); nach dem Ileum (c).

d e Teilungsäste der Art. ileo-colica nach der Vorderseite des Cäcum (d) und nach dem Wurmfortsatz (e) = Art. appendicularis.

f. = Rückläufiger Ast der Art. appendicularis nach dem Dünndarmende.

* = Peritoneal-Falte vom Mesenterium zum Cäcum.

da greift ihr Ansatz am Ileum bis 5 oder 6 cm vom Ileo-cäcal-Winkel ab aus; bald ist sie nur ganz niedrig. So ist denn die von Jonnesco und Juvara gegebene typische, schematische Darstellung in keiner Weise regelmässig vertreten[1]). Desgleichen ist ja auch zur Genüge bekannt — Jonnesco und

[1]) Jonnesco et Juvara, l. c., No. 16. S. 275.

Juvara bilden es sehr gut ab —, dass die Falte nicht bis zur Wandung der Appendix vermiformis zu gehen braucht, d. h. dass sie sich schon früher durch Verklebung mit der Vorderfläche des Mesenteriolum (Mesenteriolum post.) verbinden kann. Allgemein wird dies aus den Figuren von Lockwood und Rolleston, Kopsch, Poirier, Merkel, Toldt



Figg. 67a und 67b. Kopien aus Jonnesco et Juvara, Anatomie des ligaments de l'appendice vermiculaire et de la fossette iléo-appendiculaire. Le Progrès méd. T. XIX. 1894. S. 304:

Fig. 42: Schéma d'une coupe sagittale passant par l'iléon et l'appendice. — i. = iléon; a. = appendice; m. = mésentère; m.-a. = méso-appendice; r. i.-a. = repli iléo-appendiculaire; f. = fossette iléo-appendiculaire. $^4/_5$ Originalgrösse.

Fig. 43: Schéma d'une coupe sagittale passant par l'iléon et l'appendice dans un cas où le repli iléo-appendiculaire s'insérait sur l'appendice. — Même légende que dans le schéma précédent. $^4/_5$ Originalgrösse.

erkennbar. Darauf geht wohl auch Luschkas[1]) Beschreibung eines Divertikels in dem Mesenteriolum zurück. Man hat dabei den Eindruck, dass das Mesenteriolum post. bei weitem die

[1]) Luschka, H., Anatomie des Menschen. 2. Bd. 1863. S. 171: „In seltenen Fällen ist das Mesenteriolum proc. vermif. an einer Stelle divertikelartig ausgebuchtet. Nach einer von mir an einer weiblichen Leiche gemachten Wahrnehmung hatte der Sack, in welchen eine nur enge Mündung führte, im aufgeblasenen Zustand die Grösse eines Hühnereies erreicht. Der Zugang pflegt seitlich von zwei stärkeren aus der Art. vermicularis hervorgehenden Gefässen eingefasst zu sein." — Diese Divertikelbildung ist jedenfalls die Vorstufe des vollkommenen Abschlusses, welcher zur Cystenformation Anlass geben kann (Schott, l. c.).

bedeutsamste Falte darstellt, welche den Proc. vermiformis festhält und dem Ileum gelegentlich äusserst nähert, während die Plica ileo-caecalis inf. völlig untergeordneter Natur ist. Fälle, wie sie Treves[1]) beschreibt, können auch an der allgemeinen Regel nichts ändern (vgl. Textfig. 68). Es sind jedenfalls Ausnahmezustände, dass die Plica ileo-caecalis inf. mächtigere Entfaltung zeigt im Gegensatz zu dem Mesenteriolum



Fig. 68. Kopie aus Fr. Treves, Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in Man. Lect. III. Fig. 17a. $^1/_1$ Originalgrösse. The substitued mesentery was represented by the slight fold x.

(post.), welches ähnlich wie z. B. bei Galago Garnetti klein ist und nur auf minimaler Ausdehnung selbständig erscheint. Auch die Anwesenheit eines Gefässes, einer „artère iléale recurrente Poirier“ [2]), eines Astes der Art. ileo-caecalis post. bzw. der Art. appendicularis — wenn wir erstere Bezeichnung für den

[1]) Treves, Fr., l. c., S. 529: „As an interesting comment upon the relations between these caecal plicae in man and in the lower animals, I had the good fortune to find two examples in the human subject of reversion to the lower condition. One specimen was from a female aged 70 (Fig. 17 A); the other form a male aged 64. In both, the caecum was of simple and rudimentary outline; in both, the appendix was short and straight; and in both, its mesentery was formed intirely by what has been termed the bloodless fold“ (d. h. Plica ileo-caecalis inf.) „—that is, the true mesentery. The substitued mesentery“ (d. h. Mesenteriolum [post.]) „was represented by the slight fold x, which carried a branch of the ileo-colic artery, from which the appendix was supplied.“

[2]) Poirier, P., et A. Charpy, l. c. 1901. Vol. IV. S. 339: „Le repli iléo-appendiculaire . . . renferme dans son épaisseur a) l'artère recurrente iléale ou iléo-appendiculaire. . . .“

Gefässzweig reservieren, der zum eigentlichen Cäcum geht, und welcher ja, im Grunde genommen, nur ein Ast der Art. ist, welche wir ständig im Laufe der Darstellung mit dem Namen Art. ileo-caecalis post. belegten — ändert an dieser Auffassung kaum etwas. Sie ist meistens völlig unscheinbar und findet sich vielfach im freien Rand der Plica gelagert, kann aber auch etwas tiefer in dem Substrat der Falte selbst (nach rechts hin) liegen: genau wie wir dies des öfteren im Laufe der Untersuchung sahen. Meistens ist dies in Frage stehende Gefäss äusserst gering, von ganz untergeordneter Bedeutung, und es muss statuiert werden, dass auch in den frühen Entwickelungsphasen keine stärkere Entfaltung vorliegt. Auch dürfte es nicht leicht fallen, die Ramificationen dieser Arterie makroskopisch bis zum Ileum zu verfolgen.

Wenn auch, wie eben erwähnt, die hintere Gefässfalte durchgehend beim Menschen das Übergewicht über die anderen Bauchfellduplikaturen der Ileo-cäcal-Gegend hat[1]), so zeigt sich auch an ihr in weitem Masse der Involutionsprozess. Ähnlich wie die Plica ileo-caecalis inf. ihre Selbständigkeit einbüsst, finden wir auch beim Mesenteriolum post. Verklebungen, die nachträglich entstanden, das originale Verhalten sehr beeinträchtigen. Sehr häufig treffen wir nämlich die Verlötung der Vorderseite des Mesenteriolum (post.) mit der hinteren Oberfläche des Ileumendstückes; bald ist sie angedeutet, bald partiell, bald total, so dass das Mesenteriolum (post.) von dem

[1]) Auch hierin können in ungewöhnlicher Weise Unterschiede bestehen; so sagt Rh. Liertz, Über die Lage des Wurmfortsatzes, Arch. f. klin. Chir. Bd. 89. H. 1. S. 62: „Es kommt nämlich allerdings selten vor, dass der zum Wurmfortsatz ziehende Ast der Arteria ileo-caecalis nicht dorsal-, sondern ventralwärts vom Endstück des Ileum aus dieser entspringt. Die Plica ileocaecalis liegt alsdann nicht vor (ventralwärts), sondern hinter (dorsalwärts) der Mesoappendix." — Man vgl. auch Bochdaleck jun., Über den Peritonealüberzug der Milz und das Ligamentum pleurocolicum. Reicherts Archiv Jahrg. 1867. S. 609. — Die Abbildung eines ausgiebig entwickelten ventralen Mesenteriolum gibt insbesondere O. Sprengel, Appendicitis, S. 45. Deutsche Chirurgie. Lieferung 46d. 1906.

Serosaüberzug des Dünndarmes sich abzuheben scheint, während in Wirklichkeit die Ablösung primitiv genau nach dem allgemeinen Typus vor sich geht: von der dorsalen Seite des Mesenterium. Man vergleiche hierzu die Textfig. 59 aus Testuts Handbuch[1]), wo eine partielle Verklebung der Vorderseite des Mesenteriolum post. mit der Hinterfläche des Ileumendstückes angenommen ist. Dass durch diese besondere Verwachsung des Mesenterium mit der hinteren Ileumoberfläche eine Verminderung in der Entfaltung des Recessus ileo-caecalis erzeugt wird, liegt unmittelbar auf der Hand. Also neben der wechselnden Entfaltung der Plica ileo-caecalis inf. und des Mesenteriolum (post.), neben der Verlötung der beiden distalwärts kommt proximal noch die erwähnte feste Verbindung der hinteren Gefässfalte mit der dorsalen Ileumwandung in Betracht. So wird denn auch die Variabilität der Vertiefung verständlich, welche letzten Endes in der Involution des Cäcalapparates fusst, die ihrerseits eine besonders starke Annäherung desselben an den Dünndarm zur Folge hat: Ein Vergleich mit den Zuständen bei den Anthropoiden und den niederen Primaten lässt dies ohne weiteres zweifelsohne klar werden.

Der Recessus ileo-caecalis ant. zeigt insofern grössere Konstanz wie der hintere, als er stets und ständig rudimentär ist und bloss als eine äusserst seichte Rinne sich dokumentiert, welche von dem Winkelgebiet zwischen Dünndarm und Colon ascendens über die Einmündung des Ileum nach dem Cäcum zu zieht, um hier auf die äussere Oberfläche der Darmwandung auszulaufen. Ein distaler Abschluss kommt nicht in Frage; der proximale an der Ablösungsstelle der Plica ileo-caecalis sup., des Mesenteriolum ant. von der Vorderfläche des Mesenterium ist dagegen durchgehend, stets leicht ermittelbar. So dürfte denn die von Sobotta abgebildete Gestalt des Recessus ileo-caecalis sup. relativ selten sein (vgl. Textfig. 60).

[1]) Testut, L., l. c. Vol. IV. S. 205. Fig. 198.

C. Überblick über die Untersuchung.

Wenn ich im Verlaufe der Darstellung bei den einzelnen untersuchten Species jedesmal zunächst den Cäcalapparat in seiner makroskopischen Gestaltung des näheren charakterisierte, so geschah es, um der daran sich anschliessenden Beschreibung der mit dem Darmteil in Beziehung stehenden Peritoneumfalten die nötige Unterlage zu verschaffen.

Dass eine sehr bedeutende Differenz in dem äusseren Habitus des Blinddarmes in der Säugetierreihe besteht, ist allerdings zur Genüge bekannt; immerhin dürfte durch diese Arbeit auf einzelne nicht unwichtige Momente hingewiesen werden. Die Lage des Cäcalapparates, seine Weite wurde im einzelnen geprüft, seine äussere Form gegenüber dem Colon, weiterhin die Abgrenzung eines Processus vermiformis.

So stellte sich vielfach eine verschiedene Gestaltung heraus bei nahe verwandten Species einer und derselben grösseren Ordnung, wie z. B. bei den Platyrrhinen: Bei Ateles Geoff. ein ausserordentlich gut gebildeter Blinddarm, bei Cebus capucinus eine rudimentäre Formation.

Ferner zeigte sich, dass beim Fetus von Macacus cynomolgus das Cäcum eine verhältnismässig grosse Entwickelung besitzt. Dasselbe zieht sich conisch aus, im Gegensatz zu den ausgewachsenen Exemplaren, wo der Blinddarmapparat, relativ kurz, bis zum äussersten Ende grösste Weite hat, so dass in keiner Weise eine Verengerung zur Bildung eines Wurmfortsatzes vorliegt. Besonders von Interesse ist ein Vergleich der fetalen Zustände von Macacus cynomolgus mit denjenigen von Hylobates concolor. In diesem Entwickelungsstadium besteht grosse Ähnlichkeit, allerdings ist die Anlage des Cäcum bei Hylobates conc. von vornherein umfangreicher, doch ist der Anschluss ein sehr grosser. Spätere Entwickelung zeigt dann bei den Katarrhinen völliges Ausbleiben des Processus vermiformis durch völlige Rückbildung an dem blinden Pole des

Cäcum, bei den Hylobatiden nur weniger weitgehende Involution in der Gestalt einer Verengerung des distalen Endstückes des Blinddarmapparates, wobei zunächst noch der conische Übergang nachweisbar ist. Diese Art und Weise des Aufbaues liegt auch bei den Anthropoiden vor, beim Orang auch im späteren Alter, beim ausgewachsenen Chimpanse nur in gewissen Fällen, beim Menschen im Erwachsenen-Stadium für gewöhnlich nicht.

In letzterer Form ist die Absetzung durchgehend besonders scharf und speziell noch durch Lageverschiebung charakterisiert. Nicht am unteren Pole des Cäcum im engeren Sinne schliesst sich nämlich beim ausgewachsenen Menschen der plötzlich verengte Wurmfortsatz an, sondern an einer gewissen Stelle der linksseitigen Wandung. Weniger ausgeprägt finden wir dies Verhältnis bei Simia satyrus, bei Troglodytes niger. Es ist aber nicht zu leugnen, dass nach meinen Befunden dies sich schon bei den genannten Anthropoiden vorfindet. Man kann nachweisen, dass es eine Ausbuchtung der rechtsseitigen Wand des Cäcum im engeren Sinne ist, welche der Lage nach, in situ, den distalsten, caudalsten Punkt der ganzen Anlage bildet. Der Processus vermiformis ist links abgelagert und weiterhin durch seine verkürzten Aufhängebänder geradezu etwas cranialwärts herangezogen. Beim erwachsenen Menschen ist diese Aussackung des Blinddarmes besonders charakteristisch. Und es mag wohl der bipede Gang, die aufrechte Stellung in letzter Instanz diese Eigenart bedingen, genau wie auch die Abbiegung nach links des Blinddarmapparates als Ganzes, welche zur Bildung der Valvula Bauhini führt (Toldt), darauf zurückgehen mag. Von Wert ist, dass besonders beim Menschen diese Cäcalerweiterung besteht, da wo das Colon ascendens — und mit ihm auch der Blinddarm in einem gewissen Prozentsatz — an der hinteren Bauchwand fixiert ist, wie auch an meinem Exemplar von Simia satyrus, was

den aufsteigenden Colonabschnitt angeht. Man hat den Eindruck, dass das gefüllte Cäcum durch diese beiden Momente: den aufrechten Gang und die Fixierung des Anfangsteiles des Colon, ferner auch durch eigene Befestigung in seiner Entleerung gewissermassen behindert wird und sich caudalwärts ausbuchtet.

Sehr wesentlich erscheinen mir weiterhin die erhaltenen Resultate bezüglich der Entwickelung der Bauchfellduplikaturen in der Ileo-cäcal-Gegend, welche einmal zur Ernährung der Darmteile, andererseits zu ihrer Stabilisierung sich jeweilig entwickeln, insofern als ja das Cäcum von der ersten Entwickelung ab viel freiere Anlage zeigt als die übrigen Darmelemente. Dass dabei eine sichere Gesetzmässigkeit nicht von der Hand zu weisen ist, dürfte bei der Einzeldarstellung schon zur Genüge bewiesen sein. Wir müssen davon ausgehen, dass prinzipiell drei Peritoneumfalten in engem Connex stehen mit dem Blinddarmapparat: ein Mesenteriolum ant., ein Mesenteriolum post. und die Plica ileo-caecalis inf. Und zwar finden wir eine typische Entwickelung dieser einzelnen Bildungen bei den Formen, welche eine mässig grosse Entfaltung der Cäcalformation haben: Bei Hapale jacchus finden wir, ganz unabhängig von der phylogenetischen Stellung im System, dass in der Tat beide Mesenteriola ziemlich gleichmässig entfaltet sind, dass unabhängig von denselben in dem Ileo-cäcal-Winkelraum die dritte Falte von dem freien Rand des Dünndarmendes gegenüber von dem Mesenteriumansatz sich abhebt und nach dem inneren Rand des Blinddarmes hinzieht. In diesem Falle sehen wir, wie die beiden Mesenteriola in ziemlich gleicher Art von dem Mesenterium sich ablösen, das vordere von der ventralen, das hintere von der dorsalen Fläche desselben in dem Winkelraum zwischen Ileumeinmündung und Colon dicht oberhalb der ersteren. Wir erkennen, dass sie jeweilig eine ziemlich starke Arterie führen: die Art. ileo-caecalis ant. bzw.

post., welche sich kurz oberhalb der Ablösung der zwei Serosafalten von dem Mesenterium, von der Art. ileo-colica abzweigen, und welchen die vordere bzw. die hintere Wand des Cäcum als Versorgungsgebiet zukommt. Wir finden weiterhin, dass die Plica ileo-caecalis inf., in mässiger Entfaltung vorliegend, sozusagen vollständig gefässlos ist. Dass wir die Berechtigung haben, diese Gestaltung als primitiv anzusehen, erhellt insbesondere daraus, dass bei einzelnen Formen, speziell bei den Katarrhinen, welche in später Entwickelung nicht mehr die angegebene Gestaltung der Plicae peritoneales besitzen, in früheren Stadien im Prinzip eine Anlage sich zeigt, wie wir sie eben geschildert haben (Macacus cynomolgus). So haben wir denn ohne weiteres die Berechtigung, nicht unwesentliche Deduktionen dieser ersten Feststellung anzureihen: Wir können die beiden Mesenteriola als die Gefässfalten betrachten, welche die Blutzu- und -abfuhr für den Cäcalapparat bergen, dürfen aber dagegen die Plica ileo-caecalis inf. als eine Duplikatur des Bauchfelles ansehen, welche bei der Blutversorgung keinerlei Rolle spielt und primitiv als ein Halteband aufzufassen ist [Tuffier[1])], als ein „fraenum" nach Flower[2]). Insofern dürfte der Bezeichnung von Treves: „bloodless fold", welche dieser Autor für die zuletzt erwähnte Falte gebraucht, eine gewisse Berechtigung zukommen; doch nicht in dem absoluten, exklusiven Sinne, als ob keinerlei Blutgefässe darin nachzuweisen wären, insofern als ja für die Versorgung der Duplikatur selbst kleinste, makroskopisch kaum sichtbare Ästchen, welche sich von einem stärkeren Zweig der Gefässfalten ablösend, immerhin nötig sein dürften (Hapale jacchus, Macacus

[1]) Tuffier, M., Etude sur le caecum et ses hernies. Arch. gén. de méd. Vol. 159. 1887. Vol. I. S. 650: „Elle" — gemeint ist die Plica ileo-caecalis posterior — „me paraît surtout destinée à maintenir constant l'angle iléo-caecal, et à empêcher le colon distendu de basculer en dehors, c'est un véritable ligament iléo-caecal dont l'origine embryonnaire est très bien discutée par Treves."

[2]) Flower, W. H., l. c., S. 507.

cynomolgus). Weiter können wir aber Treves durchaus nicht folgen, von einer Substitution des Mesenteriolum ist durchaus und in keiner Weise die Rede. Unter keinen Umständen dürfte danach die Plica ileo-caecalis inf. als das primitive Mesenteriolum gelten [Treves[1])], etwa als die ursprüngliche Gefässfalte. Primär ist nach meinen Erfahrungen diese Falte keineswegs eine zur Führung grösserer Gefässe bestimmte Duplikatur: Sie ist primär gefässarm bzw. gefässlos (vgl. auch weiter unten), was ja Treves eigentlich im Grunde genommen auch betont. — Treves' Bezeichnung „Substitution" ist eben unglücklich gewählt, indem man aus derselben zunächst eine Ersetzung des ursprünglichen gefässführenden Mesenterium durch ein zweites gefässhaltiges Mesenteriolum herauslesen kann, was Treves aber wohl nicht annimmt. Nach ihm ist das primäre Mesenterium, unsere Plica ileo-caecalis, stets gefässfrei. Überaus deutlich finden wir in Beziehung auf den Mangel an Gefässen in der Plica ileo-caecalis inf. auch die Verhältnisse bei Ateles Geoff.: Die Plica ileo-caecalis inf. ist sehr klein, frei von makroskopisch sichtbaren Gefässen, die beiden Mesenteriola dagegen ausserordentlich deutlich, besonders auch das anterius, welches weiter distal reicht als das hintere, beinahe bis dicht an den blinden Pol des Cäcum.

Von diesem mehr indifferenten primitiven Typus können nun nach mancher Seite hin Verschiebungen einsetzen. Bald sehen wir, dass die Gefässfalten sich verändern, insofern als die eine ausgeprägt das Übergewicht über die andere erhält. Schon bei den Formen, welche wir in dieser Beziehung auf die erste Stufe hinstellen (Hapale jacchus, Ateles Geoff. und

[1]) Inwieweit Treves überhaupt diese Ansicht vertrat, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen; wie ich schon betonte, vgl. diese Arbeit S. 13, hat man den Eindruck, er betrachte die „bloodless fold" einfach als Bauchfelldoppelblatt, als Halteband, ohne besondere Beziehung zu der Gefässversorgung des Blinddarmapparates. Ist das der Fall, so wäre Treves' Theorie unserer Auffassung äusserst nahe gerückt, nur in ungünstiger Form äusserlich wiedergegeben.

Fetus von Macacus cynomolgus), erkennt man, dass die vordere Falte selbst bei sehr starker Art. ileo-caecalis ant. relativ niedriger ist als die dorsale, deren Gefäss verhältnismässig nicht grösser erscheint. Bei weitem die häufigere Erscheinung ist, dass das Mesenterium post. als die bedeutendste Bauchfellduplikatur sich präsentiert, dass die in ihr enthaltene Art. ileo-caecalis post. das umfangreichste Gefäss für den Cäcalapparat wird [Didelphys virg., Sciurus vulgaris, Lemur mongoz, Perodicticus potto, Hylobates (juv. und fet.), Orang, Chimpanse, Mensch]. Es kann aber auch sehr wohl das Umgekehrte der Fall sein; es kann in dem Mesenteriolum ant. der stärkere arterielle Zufluss an den Blinddarm gelangen, wie wir es besonders bei Nycticebus tardigradus antreffen. Allerdings ist damit keine besondere Abhebung der Serosaduplikatur bedingt, indem überhaupt, wie gesagt, die ventrale Gefässfalte sich nicht durch besondere Höhenentfaltung auszeichnet. Einen solchen Zustand weist vor allen Dingen Cebus capucinus auf, wo die Ausbildung des Mesenterium ant. minimal ist sozusagen, obwohl hier die vordere Arterie bei weitem als die stärkere erscheint. Ganz Ähnliches liegt auch bei Ornithorhynchus par. in noch erheblicherem Masse vor. Es besteht hier durchaus keine Bauchfellvortreibung, welche einer ventralen Gefässfalte entsprechen könnte, obwohl die Art. ileo-caecalis ant. der einzige, allerdings schwach entwickelte Gefässstamm für den Blinddarm bildet. Für die Differenz in der Faltenentwickelung mag die Lagerung der Darmteile ursächlich massgebend sein. Bei der vorn übergebeugten, horizontalen Körperhaltung lastet nämlich von dem Darminhalt her der stärkere Druck auf die ventrale Seite des Ileum. Die ventrale Darmwand wird dadurch mehr die Neigung besitzen zur Ausweitung, und das über die ventrale Seite des Ileum von der Ablösungsstelle von der Vorderseite des Mesenterium caudalwärts nach dem Cäcalapparat ziehende arterielle Gefäss wird mehr Hindernis zu

überwinden haben als der entsprechende hintere Blutleiter. Dessen Verlaufsrichtung wird sich viel eher geradlinig gestalten können und zwar besonders noch durch Abhebung einer stärkeren Peritoneumfalte, welche je höher desto eher den Weg nach der mehr oder minder medianwärts eingebogenen Blinddarmformation verkürzt. Auch bei dem ganz aufrecht gehenden Menschen mögen es die rein mechanischen Verhältnisse der Lagerung der Darmteile der Ileo-cäcal-Gegend sein, welche bestimmen, dass die Art. ileo-caecalis post. das Übergewicht über das entsprechende vordere Gefäss hat. Es liegt auf der Hand, dass der Verlauf von der Ablösungsstelle an der Hinterfläche des Mesenterium ein viel einfacherer, direkterer ist als derjenige der Art. ileo-caecalis ant. Dieser führt ja über die Vorwölbung der Ileumwand, welche in keiner anderen Weise überwunden werden kann. Als erschwerendes Moment kommt beim Menschen hinzu, dass das Colon ascendens fest an der hinteren Bauchwand fixiert ist, was ja bei den anderen Species mit Ausnahme von dem Orang (an unserem Exemplar) in keiner Weise der Fall ist.

Auch die Plica ileo-caecalis inf. ist ausserordentlich grossem Wechsel unterworfen. Selten findet sich nämlich der kleine Entfaltungzustand, von welchen wir ausgegangen sind, in den Formen, welche überdies eine relativ gleichmässige, gleichwertige Ausbildung der beiden Mesenteriola zeigen. Meistens ist vielmehr die Flächenausbreitung des in Frage stehenden Serosadoppelblattes sehr umfangreich, und zwar scheint dabei nicht die absolute Grösse des Cäcalapparates von massgebender Bedeutung zu sein. Hierbei erinnere ich besonders an den Zustand bei Ateles Geoff., wo ja ein relativ grosser Blinddarm vorhanden ist, und wo zugleich die Dimensionen der Plica ileo-caecalis inf. minimal sind. So ist auch beim Orang diese Duplikatur verhältnismässig gering entwickelt, trotzdem dass das Cäcum mit dem Processus vermiformis,

also der Blinddarmapparat im ganzen genommen, ausserordentlich starke Entfaltung bietet. Umgekehrt finden wir bei Cercopithecus mona, bei Cynocephalus leucophaeus, welche beide ein relativ kurzes Cäcum haben, eine ausserordentlich grosse Plica ileo-caecalis inf., welche sich sowohl durch ihren weiten Ansatz am Blinddarm, wie durch ihre grosse Befestigung am Ileum auszeichnet. Der Überblick über sämtliche untersuchte Formen scheint vielmehr zu einem anderen Resultate zu führen. Wir erkennen, dass die untere Ileo-cäcal-Falte besonders dann zu besonderer Mächtigkeit auswächst, wo das Gleichgewicht der die hauptgefässführenden Duplikaturen gewissermassen gestört wird, d. h. wo entweder das Mesenteriolum ant. geringer erscheint bei stärkerer Ausbildung des hinteren (Didelphys virg., Sciurus vulgaris, Lemur mongoz, Hylobates agilis, Anthropoiden, Mensch), oder umgekehrt (Nycticebus tardigradus), oder weiterhin wo beiden Gefässfalten nur mässige Ausbildung zukommt (Galago Garnetti, Cercopithecus mona, Cynocephalus leucophaeus, Cebus capucinus), oder schliesslich bei deren Fehlen (Ornithorhynchus par.). Man hat den Eindruck, dass bei Anwesenheit nur einer grösseren Gefässfalte, bzw. bei geringer Entfaltung der beiden oder bei ihrem Fehlen die Plica ileo-caecalis inf. zur Stabilisierung des Cäcum in wesentlicherer Art eintritt und zu dem Ende grösseren Umfang annimmt, wobei sie sich von vornherein stärker entwickelt (man vergleiche dafür die Befunde beim Fetus von Macacus cynomolgus und von Hylobates concolor).

Ich sage zur Stabilisierung, insofern als die andere Funktion, welche der Plica ileo-caecalis inf. vielfach zugeschrieben wird, nämlich die Gefässführung, meiner Ansicht nach ihr primär nicht zukommt (siehe oben). Ich bin allerdings, wie ich es schon des öfteren hervorhob, weit davon entfernt, die Ansicht zu vertreten, es sei kein Gefäss in derselben; dies wäre ja auch ein Widersinn in sich, insofern als zur Ernährung

der Peritoneumduplikatur mit Bindegewebssubstrat, besonders wenn sie einigermassen grössere Dimensionen angenommen hat, unbedingt Blutzu- und -abfuhrgefässe vorhanden sein müssen; und wenn ich im Verlauf der Einzeldarstellung gelegentlich sagte, die Plica ileo-caecalis inf. sei gefässlos, so war damit die Abwesenheit von makroskopisch sichtbaren Blutleitern gemeint (wie bei Ateles Geoff., bei Tarsius). Nichtsdestoweniger ist durch diese letztere Feststellung dargetan, dass die Entstehung der Falte auf einem ganz anderen Gebiete zu suchen ist, als es für die Mesenteriola der Fall ist. Bei diesen letzteren findet sich stets ein grösseres Gefäss in dem freien Rand; selbst wenn das Serosadoppelblatt noch so gering sich präsentiert, ist stets ein Blutleiter in derselben zu finden; fehlt dieser letztere (wie bei Ornithorhynchus par.), so vermisst man auch die Peritoneumabhebung. Bei grösserer Entfaltung der Plica ileo-caecalis liegen aber sehr wohl bedeutsamere Gefässe in derselben, doch wir müssen hier sehr wohl differenzieren. Zunächst finden wir in keinem Falle ein grösseres Gefäss, welches nach Art der Artt. ileo-caecales direkt aus der Art. ileocolica entstammen würde. Stets sind es bloss Gefässzweige, welche aus dem einen oder dem anderen Mesenteriolum hineinwandern. Meistens kommt dabei die hintere Gefässfalte in Betracht (Didelphys virginiana, Sciurus vulgaris, Galago Garnetti, Cercopithecus mona, Cebus capucinus, Orang, Chimpanse, Mensch); selten nur die vordere (Nycticebus tardigradus, Macacus cynomolgus, Cynocephalus leucophaeus). Die Gefässäste nehmen nun keinen bestimmten, im Prinzip gleichen Verlauf an, sondern ziehen ziemlich regellos, bald quer (Nycticebus tardigradus, Macacus cynomolgus), bald schräg (Cebus capucinus), bald distalwärts in der Richtung des stumpfen Endes des Cäcum (Nycticebus tardigradus, Macacus cynomolgus, Cebus capucinus), bald rückläufig, nach dem Ileum zu (Didelphys virg., Sciurus vulgaris, Galago Garnetti, Cercopithecus mona

und Cynocephalus leucophaeus, Orang, Chimpanse, Mensch). Dabei gelangen in der Tat einzelne Ramificationen gelegentlich bis zum Dünndarmende gegenüber von dem Ansatze des Mesenterium (Didelphys virginiana, Galago Garnetti, Cercopithecus mona). Auch befindet sich gelegentlich ein Gefäss im freien Rande der Plica ileo-caecalis inf. oder dicht an demselben. Doch auch hier besteht eine Variante, insofern als es sich dabei nicht stets um denselben Blutleiter handelt. Nicht immer ist es nämlich ein rückläufig verlaufender Ast, welcher dabei in Frage kommt, wie bei Sciurus vulgaris, Cercopithecus mona, Cynocephalus leucophaeus, Mensch, sondern es hat gelegentlich der arterielle Zweig die umgekehrte Verlaufsrichtung nach dem blinden Ende des Cäcum (Nycticebus tardigradus, Cercopithecus mona). So sehen wir denn, dass für die Gefässverteilung in der unteren Ileo-cäcal-Falte durchaus keinerlei Regel besteht, dass sich die Blutleiter bald nach der einen, bald nach der anderen Richtung ausbreiten, und sich dabei bald aus einem Hauptstamm, bald aus dem anderen ableiten. Dass man unter diesen Umständen für die Bildung einer sich im Prinzip immer gleich bleibenden Peritonealduplikatur den so wechselvollen Gefässverlauf als ursächliches Moment ansprechen möchte, scheint mir denn auch vollkommen illusorisch (wenn auch gelegentlich Äste an das Ileum gelangen).

Interessant ist nun weiterhin im einzelnen die Zugehörigkeit der arteriellen Gefässe in der Plica ileo-caecalis inf. zu dem einen bzw. zu dem anderen Verteilungsbezirk. Seltener sind, wie gesagt, die Fälle, in welchen Äste aus der Art. ileo-caecalis ant. stammen (Perodicticus potto, Nycticebus tardigradus, Hapale jacchus, Macacus cynomolgus, Cynocephalus leucophaeus [Cebus capucinus]). Häufiger treten dagegen Abzweigungen aus dem Mesenteriolum post. auf (Didelphys virg., Sciurus vulgaris, Galago Garnetti, Cercopithecus mona, Cebus capucinus, Orang, Chimpanse, Mensch). Während nun im

ersteren Falle beide Serosadoppelblätter: die vordere Gefässfalte, ebenso wie die Plica ileo-caecalis inf., sich durchgehend unabhängig voneinander verhalten, d. h. ihren primären Habitus trotz engerer Gefässverbindung bewahren, sehen wir im Gegensatz dazu, dass hinten zunächst eine Verschmelzung der beiden Peritoneumduplikaturen zustande kommt, und zwar distalwärts, von welcher Verschmelzung aus die Gefässausbreitung dann in die untere Ileo-cäcal-Falte stattfindet. — Cebus capucinus mag hierin (in unserem Falle) von der angegebenen Reihe eine Ausnahme machen, indem schon sehr weit proximal ein Gefäss von der Art. ileo-caecalis post. abgeht, während dieselbe noch über die hintere Wand des Blinddarmes in dem Mesenteriolum post. distalwärts zieht. Doch es darf nicht vergessen werden, dass der Cäcalapparat bei dem genannten Platyrrhinen ein Verhalten zeigt, das nach jeder Beziehung starker Reduktion und Involution entspricht und eigenartige Gefässverteilung dadurch ermöglicht, insbesondere auch mit Rücksicht darauf, dass eine deutliche Faltenabhebung zur Bildung des Mesenteriolum post. kaum erkennbar ist. Cebus capucinus nimmt ja weiterhin auch bezüglich des Verhaltens der vorderen Gefässfalte eine besondere Stellung ein, insofern als wir ohne weiteres eine unverkennbare Verklebung des Mesenteriolum ant. mit der Plica ileo-caecalis inf. vorfinden, so dass diese letztere scheinbar die Führung der vorderen Hauptgefässe übernimmt: Ein Zustand, den ich übrigens auch bei Ornithorhynchus paradoxus in dem Masse vervollkommnet vorfinde, dass an eine Faltenbildung nach Art eines Mesenterium ant. gar nicht mehr zu denken ist. Doch auch hier mag das gleiche gelten wie bei Cebus capucinus, und zwar noch in erhöhtem Grade, dass nämlich überaus starke Involution des Cäcalapparates vorliegt, welcher Umstand ebenso wie er die hintere Gefässfalte überhaupt nicht zur Entwickelung brachte, auch die vordere sehr in ihrer Bildung beeinträchtigte. —

In all den oben genannten Fällen (wie gesagt mit Ausnahme von Cebus capucinus), in welchen aus der Art. ileo-caecalis post. Äste in die untere Ileo-cäcal-Falte einwandern, finden wir zunächst eine Verschmelzung der beiden Bauchfelldoppelblätter. Diese ist allerdings mehr oder weniger ausgedehnt. Am weitesten scheint nach unserem Material der Vorgang bei Galago Garnetti zu gehen, so auch bei Cercopithecus mona, bei Didelphys virginiana: ganz bzw. ziemlich dicht unterhalb des Ileum. In diesen Fällen ist nun einmal zu erkennen, dass die Gefässeinwanderung in die Plica ileo-caecalis inf. einen ausserordentlich ausgiebigen Umfang annimmt, viel bedeutender als in den Arten, wo die vordere Ileo-cäcal-Arterie in Frage kommt (s. oben). Fernerhin ist festzustellen, dass das Hauptgefäss, also die Art. ileo-caecalis post. nicht in dem freien Rand der einheitlichen Falte sich vorfindet, sondern weit davon entfernt. In anderen Worten, das gering angelegte Mesenteriolum post. hat sich der breit etablierten Plica ileo-caecalis inf. angelegt und ist mit ihr verwachsen.

Es würde aber falsch sein, wollte man die Ansicht vertreten, dass die Verwachsung der letztgenannten Bauchfellfalte mit dem Mesenteriolum post. unbedingt eine Gefässeinwanderung in dieselbe bedeute. So finden wir an unserem Exemplar von Tarsius trotz der Verlötung beider Peritoneum-Duplikaturen keinerlei Blutleiter makroskopischer Art in dem freien Abschnitt der Plica ileo-caecalis inf. Ganz Ähnliches zeigt sich in viel ausgeprägterer Art bei den Hylobatiden, sowohl bei dem Fetus von Hylobates concolor als bei dem Hylobates agilis juvenilis. Wir kommen also durch diese letztere Betrachtung immer wieder zu dem Schlusse, dass die untere Ileo-cäcal-Falte im Prinzip keinerlei nähere Beziehung zu dem Zirkulationsapparat des Cäcum besitzt, dass sie aber secundär solche erwerben kann und in der Tat sehr oft aufweist. Dass sie sich aber weiterhin selbst nicht unbedingt zur secundären Auf-

nahme von Gefässen mit dem Mesenteriolum post. verbindet, dass es vielmehr andere Momente sind, welche zu der Verlötung führen, vielleicht oder zum Teil rein zufälliger Art, scheint mir ebenso nachgewiesen: Bald tritt die Verlötung sehr früh ein (Galago Garnetti) — [(Cebus capucinus)] — dicht unterhalb vom Ileum, bald etwas später (Didelphys virg., Sciurus vulgaris, Cercopithecus mona), bald erst nach dem distalen Ende der Plica ileo-caecalis inf. zu (Lemur mongoz, Tarsius, Hylobatiden, Orang, Chimpanse): Beim Menschen finden wir bekanntermassen wechselnde Zustände — und es dürfte nicht ausgeschlossen sein, dass auch die für die einzelnen Species dargetane Art und Weise der Verschmelzung nicht die einzig typische sei. — Eines ist dabei sicher, dass es sich in den Fällen, in welchen eine Verlötung einsetzt, stets um eine starke Entwickelung der Plica ileo-caecalis inf. handelt, und dass die distale Verschmelzung viel häufiger ist als die proximale. So mag es vielleicht bloss das örtliche Zusammenkommen sein, welches das Zusammenfliessen bedingt: insofern als distalwärts am Cäcalapparat die Anheftungsstellen der beiden in Frage stehenden Duplikaturen naturgemäss näher aneinander rücken bei der vielfach, ja meistens einsetzenden Lumenveränderung des Blinddarmes. In der Tat finden wir denn auch meist in den Formen, denen ein Processus vermiformis zugedacht ist, eine Verlötung deutlich präzisiert. Hier mag dann noch gelegentlich ein Moment mitspielen, nämlich die besondere Stellung des Wurmfortsatzes zu der ursprünglichen Längsachse des Cäcum: ich meine die Abbiegung des Processus vermiformis von dem eigentlichen Blinddarm — welche Abknickung im übrigen auch anderen Formen in mässigem Grade zugute kommt, wo ein eigentlicher Wurmfortsatz nicht besteht, wo die Längsachse des mehr im ganzen gleichmässigen Cäcalapparates an einer gewissen Stelle wohl zu dessen Stabilisierung nach der Medianlinie zu abgebogen ist (Didelphys virg., Sciurus vulgaris, Lemur

mongoz). Ein Zusammentreffen der beiden Plicae (Mesenteriolum post. und Plica ileo-caecalis inf.) ist in diesen Fällen noch leichter möglich als bei den verschiedenen Füllungsgraden der Darmteile eine Einfaltung genannter Peritoneumdoppelblätter sehr leicht auftreten wird, wodurch eine Adhaerens in die Wege geleitet werden kann. Es vermag aber noch ein weiterer Zustand die Verlötung einleiten, welchen wir speziell bei Cercopithecus mona antreffen. Hier wo der Cäcalapparat relativ klein ist, wo seine Längsachse annähernd genau mit derjenigen des Colon ascendens übereinstimmt, liegt nämlich kein Grund vor zu einer stärkeren Faltenabhebung des Peritoneum von seiten der Art. ileo-caecalis post. zwecks Wegverkürzung. Da verstreicht das Mes. post. völlig und kommt, die mediale Randzone des Blinddarmes mehr und mehr erreichend, unter Verengerung der Basis der unteren Ileo-cäcal-Falte näher und verbindet sich mit ihr.

Wenn wir danach feststellen, dass wir die Plica ileo-caecalis inf. als eine primitiv durchaus selbständige, von grösseren Gefässen freie, nicht für die Ernährung des Blinddarmapparates massgebende Falte anzusehen haben, welche Verwachsungen eingehen kann mit den beiden primitiven Gefässduplikaturen, so müssen wir ihr selbst eine andere Entstehungsursache zumessen als diesen letzteren. — Die Gefässtheorie ist danach ganz fallen zu lassen, ebenso die Kompromisstheorie (Jonnesco-Juvara), desgleichen die Substitutionstheorie von Treves, wenn man der Ansicht ist, Treves habe in seiner „bloodless fold" ursprünglich eine mit Gefässen grösseren Umfanges ausgestattete Bauchfellduplikatur angenommen, was aber wohl nicht der Fall ist. Als wichtigster Punkt bleibt von derselben übrig, dass die Plica ileo-caecalis inf. in der Tat prinzipiell frei ist von grösseren Gefässen. Für die Mesenteriumtheorie von Fromont liegt gar kein Anhalt vor.

Es muss nach einem bestimmten Grund gesucht werden

für die Abhebung des Peritoneumüberzuges des Darmes an der Einmündungsstelle des Ileum in das Colon. Dass einige glatte Muskelzellen von der oberflächlichsten Schicht der Tunica muscularis dabei mitgenommen sein können, ist zweifellos. Meiner Schätzung nach hätten wir es mit einem rein mechanischen Vorgang zu tun, bedingt durch das Auswachsen des frei beweglichen, nicht an der hinteren Bauchwand unmittelbar festgehaltenen Blinddarmes. Ausserordentlich wichtig erscheint mir im Zusammenhang damit der Befund, welchen ich bei Canis familiaris ermitteln konnte. Da trifft man ja auf einen äusserst kümmerlich ausgebildeten Cäcalapparat, welcher fest an das Dünndarmende herangezogen ist. Eine besondere Faltenbildung, herrührend von Resten der Plica ileo-caecalis inf. oder von der Mesenteriola, liegt nicht vor, wenn auch die beiden Hauptgefässe als Residuen vorkommen. Es ist eben die Annäherung an das Ileum soweit gediehen, dass gar kein Zwischenraum zwischen den zwei Darmteilen mehr in Frage kommt. Das reduzierte Cäcum erscheint also geradezu ganz abgezogen, abgelenkt von dem Reste des Dickdarmes. Wichtig ist nun, dass dieser mechanische Einfluss sich auch durch eine Abhebung des serösen Überzuges äusserlich kenntlich macht an der Stelle des Zuges, d. h. in dem neu geschaffenen Winkelraum zwischen Colon und Blinddarm. Es tritt, wie aus den Textfiguren 10 und 11 erkenntlich ist, eine kleine Peritoneumfalte auf, welche sonst nirgends vertreten ist, deren Entstehung in keiner anderen Weise zu deuten sein dürfte. Was näher, als auch für die Plica ileo-caecalis inf. einen ähnlichen Entstehungsmodus anzunehmen: durch Zug an der Peritoneumumhüllung des Darmes nicht wie eben beschrieben nach der Seite, durch seitliche Anlötung des Cäcum an das Dünndarmende, sondern infolge von besonderem Zuge in distaler Richtung durch die Ausstülpung des Darmrohres zur Blinddarmbildung neben demjenigen nach der Seite bei dem Mangel

an Anheftung an der Bauchwand. In dem Einzelfall, beim Hunde, können wir danach durch Vermittlung besonderer Involutionsvorgänge ohne weiteres die Entstehung einer Bildung verfolgen, welche unter anderer äusserer Form ständig bei der Ausbildung des normalen Cäcum auftritt[1]). Und es stellt sich also die Plica ileo-caecalis inf. dar als ein Halteband, als ein „Fraenulum", nach Flower und Beddard[2]) als ein Frenulum ileo-caecale, Vinculum ileo-caecale Kostanecki[3]). Dieser Auffassung entspricht auch der Befund einer guten Entwickelung der Falte im frühen, embryonalen Entwickelungsstadium.

Es sei schliesslich noch der Varianten gedacht, welche die Anheftung der Plica ileo-caecalis inf. an der Serosa des Dünndarmes zeigt beim Menschen, wo durchaus nicht immer die Zone gegenüber dem Mesenteriumansatz gewählt ist, wie sonst allgemein. Besondere Verwachsungen, welche in dem Gebiete häufig sind, andererseits ausgesprochen weit proximalwärts auf der oberen Seite des Ileum gelegener Zusammenhang, wohl durch besondere Senkungstendenz des Darmteiles auf Grund des aufrechten Habitus treten gelegentlich auf.

Auf Grund der durch die Untersuchungsreihe geschaffenen Befunde ist nun auch weiterhin für die Kenntnis der Recessus ileo-caecales die nötige Unterlage gebildet. Primitiv sind beide, sowohl der Recessus ileo-caecalis ant. (sup.) als der Recessus ileo-caecalis post. (inf.), als rinnenförmige Vertiefungen zu erkennen, welche als vordere bzw. hintere Wandung die beiden Mesenteriola haben. Die zweite Paries, welche gemeinschaftlich ist und zugleich beide voneinander scheidet, ist von mehr complexem Aufbau. Sie besteht, wenn wir in caudo-cranialer Rich-

---

[1]) Nach Keith, „This fold assists to maintain the oblique junction of the ileum and caecum." Anatomical evidence as to the nature of the caecum and appendix. Proc. of the anat. soc. of Great Britain and Ireland. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXVIII. 1904. S. X.

[2]) Flower, W. H., l. c.; Beddard, E. F., Arbeit aus dem Jahre 1901, l. c.

[3]) Kostanecki, K., l. c.

tung schreiten, aus der Plica ileo-caecalis inf., der vorderen bzw. hinteren Seite des Ileumendstückes, und einer Randzone des Mesenterium oberhalb der Einmündung dieses letzteren in den Dickdarm, welche jeweilig bis zur (proximalen) Ablösungsstelle der Mesenteriola ausgreift. An dieser Stelle findet ein scharfer Abschluss der Vertiefungen statt. Distalwärts laufen sie allmählich frei auf die mediale Randzone des Ileum aus. Derartig primitive, leicht zu übersehende Verhältnisse finden wir besonders bei Ateles Geoff., Hapale jacchus, dem Fetus von Macacus cynomolgus, Perodicticus potto und Nycticebus tardigradus. Ist nun, wie speziell bei Ateles Geoff., die Plica ileo-caecalis inf. sehr klein, beide Mesenteriola dagegen sehr ansehnlich, so trifft es sich, dass beide Recessus ileo-caecales gemeinsam in eine einheitliche Rinne caudalwärts auslaufen, welch letztere also von beiden Gefässfalten (vorne und hinten) abgeschlossen ist. Im übrigen ist kaum ein Fall vorhanden, wo völlige Gleichheit der beiden Bauchfellvertiefungen nachweisbar wäre. Auch ist es von vornherein gut verständlich, wenn wir die Ungleichheiten in der Entfaltung der beiden Mesenteriola in Rechnung tragen: ist doch das vordere für gewöhnlich weniger hoch abgehoben und minder distalwärts ausgezogen. So ist denn der Recessus ileo-caecalis ant. durchgehend viel seichter als die entsprechende dorsale Bildung, und es nimmt speziell die Plica ileo-caecalis inf. viel geringeren Anteil an dem Aufbau seiner hinteren Wand als bei dem Recessus ileo-caecalis post., für dessen vordere Paries sie in Frage kommt. Es kann aber auch letzterer minder gross sein, wie uns die Verhältnisse bei Cebus capucinus lehren, ja er kann gänzlich schwinden (Ornithorhynchus par.). Da ist allerdings auch die vordere Vertiefung nicht nachweisbar, ebensowenig wie bei Canis familiaris. In all diesen Fällen geht das Verstreichen bzw. das volle Verschwinden einher mit der Involution des Cäcalapparates im ganzen und der an ihn herantretenden Gefässfalten.

Besondere Gestaltung erwirbt nun der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) im Falle einer distalen Verlötung des Mesenteriolum post. mit der unteren Ileo-cäcal-Falte. Dadurch wird ein unterer Abschluss geschaffen und der Eingang der Vertiefung, welcher primitiv von medialer und caudaler Richtung her zugänglich ist, schaut mehr direkt medialwärts und damit nach links. Bei dem vorderen (oberen) Recessus ileo-caecalis kommt dies nur ausserordentlich selten in Frage; so finden wir den Zustand der distalen Verlötung des Mesenteriolum ant. mit der Plica ileo-caecalis inf. bei Cebus capucinus. Um so häufiger treffen wir den distalen Abschluss an dem Recessus ileo-caecalis post. (inf.). Je nachdem nun, ob die Verschmelzung der zwei in Betracht kommenden Serosablätter frühzeitig oder später stattfindet, ist die Vertiefung mehr oder minder lang ausgedehnt. Je nach der Höhe des Mesenteriolum post. und der Plica ileo-caecalis inf. ist dabei auch die Tiefe sehr wechselnd. So kommt es, dass wir im Einzelfalle so differente Recessusbildungen vorfinden, die auf den ersten Blick, völlig ungleichartig, grundverschieden erscheinen und von vornherein nicht Anspruch auf Homologisierung zu haben scheinen. Ich denke dabei speziell an die Verhältnisse bei den Anthropoiden und beim Menschen. Hier beim Menschen kann weiterhin wohl mit Rücksicht auf die durch den aufrechten Gang bedingte Stellung der Darmteile durch besondere Verklebung der hinteren Seite des Ileum mit der Vorderfläche des Mesenteriolum post. eine eigenartige, zunächst auffallende Gestaltung des Recessus ileo-caecalis post. (inf.) entstehen: eine Verminderung in proximaler Ausdehnung, welche in ganz sekundärer Art und Weise auf den ersten Blick eine besondere Erschwerung in der Deutung der Morphologie der Vertiefung abgeben kann. Dass schliesslich beim Menschen der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) auch ventralwärts durch die wechselvolle Verschiebung des Ansatzes der Plica ileo-caecalis an der Peripherie des

Dünndarmendes differente Entwickelung von dem normalen Habitus erwerben kann, sei ja nicht vergessen.

D. Schlusssätze.

I. Cäcalapparat.

1. Der Cäcalapparat kann innerhalb naheliegender Species einer und derselben Ordnung (wie z. B. bei den Platyrrhinen) sehr verschiedene Gestaltung haben.

2. Er ist in allen untersuchten Formen frei in der Bauchhöhle gelegen, von jeder Verbindung mit der hinteren Bauchwand unabhängig. Eine Ausnahme macht bloss der Mensch, wo der Blinddarm in einem gewissen Prozentsatz dem Peritoneum parietale adhäriert.

3. In fetalen Zuständen ist der Cäcalapparat bei Macacus cynomolgus und Hylobates concolor sehr ähnlich; später setzt differente Entwickelung ein, so dass bei Macacus der stumpfe Pol sich involviert, der Processus vermiformis ausbleibt, während bei Hylobates die Rückbildung geringer ist und der mit dem Blinddarm verbundene Wurmfortsatz einen conischen Zusammenhang hat.

4. Innerhalb der Anthropoiden zu dem Menschen aufwärts kann man eine fortschreitende scharfe Absetzung des Processus vermiformis nachweisen.

5. Es greift bei den Anthropoiden eine allmähliche Verlagerung des Wurmfortsatzes nach links Platz. Besonders ausgeprägt ist der Zustand beim Menschen. Dementsprechend bildet eine Ausbuchtung der rechtsseitigen Wand des Cäcum den distalsten Punkt der ganzen Anlage des Blinddarmapparates.

II. Peritonealfalten des Cäcalapparates.

1. Prinzipiell stehen drei Serosafalten zur Ernährung des Blinddarmapparates und zur Stabilisierung desselben zur Ver-

fügung: a) die zwei Mesenteriola ant. und post., welche sich von der vorderen bzw. von der hinteren Seite des Mesenterium ablösen in dem Winkelraum zwischen der Einmündung des Ileum in den Dickdarm, dicht oberhalb des ersteren, und die bis dicht an das stumpfe Ende des Cäcum verfolgbar sind. b) Die Plica ileo-caecalis inf., welche sich von dem Bauchfellüberzug des Dünndarmendes gegenüber dem Mesenteriumansatz abhebt und relativ klein erscheint.

2. Die typische Anordnung findet sich in denjenigen Formen, wo eine mässig grosse Entfaltung der Cäcalformation vorliegt.

3. Die Mesenteriola führen je in ihrem freien Rand einen stärkeren arteriellen Ast, die Art. ileo-caecalis ant. bzw. post., welche sich kurz oberhalb der Peritoneumfalten von der Art. ileo-colica abzweigen.

4. Die Plica ileo-caecalis inf. ist primitiv nicht gefässführend, d. h. es sind primär nur kleine oder nur geringere Blutleiter vorhanden, die zu ihrer eigenen Ernährung dienen. Es ist dieselbe ein Halteband, entstanden durch Abhebung des Bauchfellüberzuges bei der Bildung des Cäcum infolge von besonderem Zuge an der Serosaumhüllung.

5. Von dem mehr indifferenten Zustande setzen zahlreiche Verschiebungen ein in der Art und in der Stärke der Entwickelung der Peritoneumfalten:

a) In den meisten Fällen hat das Mesenteriolum post. und mit ihm auf anderem Gebiete die Art. ileo-caecalis post. bei weitem das Übergewicht über die vordere Anlage und dem in ihr enthaltenen Blutleiter. Das Umgekehrte ist der seltenere Zustand. Immerhin kann der Fall eintreten, dass die hintere Gefässfalte und mit ihr die Art. ileo-caecalis post. völlig fehlt. — Für die Differenz in der Mesenteriola-Entwickelung ist die Lagerung der Darmteile: Ileum und Cäcum, offenbar massgebend.

b) Tritt eine ausgesprochene Geringfügigkeit oder eine Ungleichheit oder ein Fehlen der Mesenteriola ein, so setzt eine starke Entfaltung der Plica ileo-caecalis inf. ein, unabhängig von der Grösse und Entwickelung des Blinddarmapparates, gewissermassen zur Stabilisation desselben.

c) Im Falle stärkerer Entwickelung der Plica ileo-caecalis inf. treten viele Gefässe in derselben auf. Die grosse Regellosigkeit charakterisiert den Vorgang; bald stammen die Zweige von der Art. ileo-caecalis ant., bald von dem hinteren Hauptstamm, bald ziehen sie quer, bald im freien Rand der Falte, und im letzteren Fall bald proximal-, bald distalwärts.

d) Dem Einwandern der Gefässe aus dem hinteren Mesenteriolum geht in der Regel eine Verschmelzung desselben mit der Plica ileo-caecalis inf. voraus. Eine Verklebung bedingt aber nicht notwendigerweise ein Einwachsen der Gefässe.

e) Die Verklebung der Plica ileo-caecalis inf. und des Mesenteriolum post. setzt eine starke Entwickelung der ersteren voraus. Bei ihrer Ausbildung scheinen mehr zufällige Momente mitzuspielen: Das örtliche Zusammenkommen am distalen Abschnitt des Cäcum bei der Verminderung des Lumen dieses letzteren, die Abbiegung des Processus vermiformis und des Cäcalapparates überhaupt von der ursprünglichen Längsrichtung nach links, der Mangel besonderer Abhebung des Mesenteriolum post. bei Gleichbleiben der Längsachse des Colon ascendens und des Cäcalapparates.

f) Es kann sich, beim Menschen, der Ursprung der Plica ileo-caecalis inf., d. h. ihre Abhebung von dem Peritoneumüberzug des Dünndarmendes von der ursprünglichen Lagerung gegenüber von dem Mesenteriumansatz verschieben und zwar einerseits distalwärts und andererseits nach dem oberen Rande des Ileum, in Anbetracht von Verwachsung bzw. infolge besonderer Senkung des Darmes bei dem aufrechten Habitus.

III. Recessus ileo-caecales.

1. Die beiden Recessus ileo-caecales ant. (sup.) und post. (inf.) sind primitiv rinnenförmige Bildungen, welche als vordere bzw. hintere Wandung die beiden Mesenteriola haben. Die mittlere Scheidewand setzt sich zusammen aus der Plica ileocaecalis inf., der vorderen bzw. hinteren Seite des Ileumendstückes und einer Randzone des Mesenterium oberhalb dieses letzteren.

2. Der vordere (obere) Recessus ileo-caecalis ist auch in primitiver Anordnung etwas geringer als der hintere (untere).

3. Der Abschluss der jeweiligen rinnenförmigen Vertiefungen ist primär nur oben vorhanden an der Ablösungsstelle von dem Mesenterium. Distalwärts laufen sie beide gleichmässig auf die mediale Randzone des Cäcum aus. Ihr Eingang ist von medial und caudal erreichbar.

4. Die Ungleichheit in der Ausbildung geht Hand in Hand mit der differenten Entwickelung der Mesenteriola.

5. Im Falle einer Verlötung der Plica ileo-caecalis inf. mit dem Mesenteriolum post. (und eventuell mit dem Mesenteriolum ant.) bekommt der jeweilige Recessus einen distalen Abschluss. Sein Zugang ist dann aus mehr rein medialer Richtung möglich.

6. Beim Menschen kann der Recessus ileo-caecalis post. (inf.) verkürzt werden von oben her durch Verlötung der hinteren Darmwand mit der Vorderfläche des Mesenteriolum post. Demgegenüber kann er sich auch ventralwärts besonders gestalten, nämlich erweitern, infolge der Verschiebung des Zusammenhanges der Plica ileo-caecalis mit der Ileum-Serosa proximalwärts.

Literaturverzeichnis.

Albrecht, H., und Arzt, L., Über angeborene Lageanomalien des Wurmfortsatzes. Verh. d. Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte. 81. Vers. Salzburg. Teil II. Hälfte 2. S. 34. Leipzig 1910.

Altuchow, N., Ungewöhnlich langer Wurmfortsatz. Positio mesenterica. 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 22. S. 206—210. 1903.

Derselbe, Ungewöhnlich langer Wurmfortsatz. Positio mesenterica. Chirurgija. Bd. 12. S. 436—440. Moskau 1912. Referiert in Schwalbes Jahrb. über die Fortschr. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Lit. 1903. N. F. 9. Bd. 1905. S. 415.

Bardeleben, Über die Lage des Blinddarms beim Menschen. Virchows Arch. 1849. 2. Bd. S. 583—586.

Beddard Frank, E., Contributions to the Anatomy of the Anthropoid Apes. Transactions of the Zoolog. Soc. of London. Vol. XIII. 1893.

Derselbe, On some points in the visceral anatomy of Ornithorhynchus. Proc. of the gen. meet. of the Zoolog. Soc. of London. 1894. S. 715—722.

Derselbe, Notes on the broad—nosed Lemur, Hapalemur simus. Proc. of the Zoolog. Soc. 1901. Vol. I. S. 121—129.

v. Berenberg-Gossler, H., Entwickelungsgeschichte und Missbildungen der caudalen Darmabschnitte und der Harnblase. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Sitzung vom 23. VII. 1913. Bd. XX. S. L—LVII.

Derselbe, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der caudalen Darmabschnitte und des Urogenitalsystems des Menschen auf teratologischer Grundlage. Anat. Hefte 1913, 49. Bd. S. 611—648.

Berry, R. J. A., The anatomy of the caecum. Anat. Anz. X. Bd. 1895. S. 401 bis 409.

Derselbe, The anatomy of the Vermiform appendix. Anat. Anz. Ibid. S. 761 bis 769.

Derselbe, The true caecal apex, or the vermiform appendix its minute and comparative anatomy. Journ .of Anat. and Phys. Vol. XXXV. 1901. S. 83—100.

Derselbe, The caecum and vermiform appendix. Intercol. med. Journ. Australia. Melbourne. 1907. — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Berry, R. J. A., and Lack, L. A. H., The vermiform appendix of man, and the structural changes therein coincident with age. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XL. 1906. S. 247—256.

v. Bischoff, Th. L. W., Untersuchung der Eingeweide und des Gehirns des im Winter 1875 in Dresden verstorbenen Chimpanse-Weibchens. Mitteilungen aus dem K. Zoolog. Museum zu Dresden. 1877, Herausgegeb. von A. B. Meyer. S. 249—260.

Derselbe, Beiträge zur Anatomie des Hylobates leuciscus etc. Abhandlungen der k. bayer. Akademie der Wissenschaften. Math.-Physik. Klasse. Bd. X. 3. Abt. S. 199—297. 1870.

Derselbe, Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Ibid. Bd. XIII. 3. Abt. S. 1—48. 1880.

Bochdaleck jun., Über den Peritonealüberzug der Milz und das Ligamentum pleuro-colicum. Reicherts Arch. 1867. S. 565—614.

Bolau, H., Die menschenähnlichen Affen des Hamburger Museums. Abhandlungen aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. 1876. 1. Zur Naturgeschichte des Gorilla. 2. Die Brust und Baucheingeweide des Gorilla.

Bradley, O. Charnock, On the abdominal viscera of Cercocebus fuliginosus and Lagothrix Humboldti. 3 Taf. u. 6 Fig. Proc. R. Soc. Edinburgh. Sess. 1902/1903. Vol. 24. 1904. S. 505—543.

Broca, P., L'ordre des Primates. Parallèle anatomique de l'homme et des singes. Bull. de la soc. d'anthrop. de Paris. T. IV. 1869. S. 228—401.

v. d. Broek, Über einige anatomische Merkmale von Ateles, in Zusammenhang mit der Anatomie der Platyrrhinen. Anat. Anz. 33. Bd. 1908. S. 111—124.

Broesike, G., Über intra-abdominelle (retroperitoneale) Hernien und Bauchfelltaschen. 1891.

Broman, Ivar, Anatomie des Bauchfelles (Peritonaeum). Handb. d. Anatomie des Menschen, herausgegeb. von K. v. Bardeleben. 6. Bd. 3. Abt. 2. Teil.

Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 1889.

Buffon, Histoire naturelle générale et particulière. T. XIV. 1766.

Burdach, Ernst, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Affen. Bericht von der k. anat. Anstalt zu Königsberg. S. 1—103.

Burmeister, Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung Tarsius. Berlin. 1846.

Cavanna, G., Sulla splacnologia di un Troglodytes niger. Arch. p. l'antropologia e la etnologia. Vol. V. 1876. S. 210—215.

Chapman, H. C., On the structure of the Gorilla. Proc. of the Ac. for Nat. Soc. of Philadelphia. 1878. S. 385—394.

Derselbe, On the structure of the Chimpanzee. Ibid. 1879. S. 52—63.

Derselbe, On the structure of the Orang-Utang. Ibid. 1880. S. 160—175.

Chauveau, A., et Arloing, Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques. Paris 1879.

Clado, Appendice caecal. Compt. rend. de la soc. de biol. 1892. S. 133—172.

Condamin, Appendice iléo-caecal. Province méd. 1891. (21 févr.). — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Corning, H. K., Lehrbuch der topograph. Anatomie. 5. Aufl. 1914.

Corsy, F., et Aubert, Artères de l'intestin grêle et des colons. Bibliogr. anat. T. 23. Fasc. 2. 1913. S. 221—254.

Cuvier, G., Le règne animal. T. I. 1817.

Daubenton, Histoire naturelle générale et particulière. T. XIV. 1766.

Delmas, J., Sur la forme du caecum. 3 Fig. Compt. rend. de l'association des anatomistes. 1906. 8. réunion Bordeaux. Bibliographie anat. Supplément 1906. S. 94—96.

Deniker, J., Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes. Thèse de Paris. 1886.

Ehlers, E., Beiträge zur Kenntnis des Gorilla und Chimpanse. Abhandl. der k. Gesellschaft d. Wissensch. zu Göttingen. Bd. XXVIII. 1881. Phys. Kl. 77 S. u. 4 Taf.

Ellenberger, Die physiologische Bedeutung des Blinddarms der Pferde. Arch. f. wissensch. Tierheilkunde. Bd. 5. S. 399—453. 1879.

Ellenberger, W., und Baum, H., Systematische und topographische Anatomie des Hundes. 1891.

Elliot, J. W., Excision of the vermiform appendix between the attacks in a case of chronic appendicitis; the appendix being found in an ileo-caecal fossa. The American Journ. of med. sc. Vol. CI. 1891. S. 556—560.

Embleton, D., Notes on certain parts of the anatomy of a young Chimpanzee. The Nat. hist. rev. 1864. S. 250—258.

Fawcett, E., Some anatomical observations from the Postmortem Room. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 34. Proc. of Anat. Soc. of Great Britain and Ireland. S. XX—XXIV. 1900.

Derselbe, The vermiform appendix was absent. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 35. Proc. of Anat. Soc. of Great Britain and Ireland. S. LII. 1901.

Ferguson, J., Some important points regarding the appendix vermiformis. The American Journ. of Med. sc. Vol. CI. 1891. S. 61—62.

Fick, R., Vergleichend-anatomische Studien am Orang-Utang. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. Jahrg. 1895. S. 1—100.

Derselbe, Beobachtungen an einem zweiten erwachsenen Orang-Utang und einem Chimpanse. Idib. S. 289—318.

Fiedler, P., Über die anatomischen Verhältnisse des Processus vermiformis. Leipzig. 1903. Inaug.-Dissert. 35 S.

Filimowski, L., Anatomie topographique de l'appendice vermiforme. Przegledlek. Cracovie. T. 42. 1903. S. 593—594. Referiert in Schwalbes Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Lit. 1903. N. F. 9. Bd. 1905. S. 425.

Flower, W. H., Lectures on the comparative anatomy of the organs of digestion of the mammalia. The medical times and gazette. 1872. Vol. I. S. 215, 291, 335, 392, 451, 507, 561, 621, 678.

Fowler, G. R., Über Appendicitis. Berlin. 1896. Übersetzung aus dem Englischen.

Fraenkel, Eug., Über die Blutgefässversorgung des Wurmfortsatzes. 2 Taf. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. 9. H. 1. S. 1—6. Hamburg. 1905.

Fredet, A propos de la communication des Mrs. Quénu et Heitz-Boyer sur l'anatomie du caecum et de l'appendice. Bull. et mém. de la soc. anat. de Paris. Année 80. sér. 6. T. 7. No. 3. S. 188—190. 1905.

Frieben, A., Zur normalen Anatomie und Histologie des Wurmfortsatzes. Jahrb. der Hamburger Staatskrankenanst. Bd. 7. Jahrg. 1899/1900. Teil II. S. 101—105. 1902.

Fromont, H. Ph., Contribution à l'anatomie topographique de la portion sous-diaphragmatique du tube digestif. Thèse de Lille. 1890.

Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. 1890.

Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 2. Bd. 1901.

Georgieff, A., Long appendice caecal à disposition embryonnaire. 1 Fig. Bull. et mém. de la soc. anat. de Paris. 74 année. S. 571—572. 1899.

Gerlach, J., Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Wurmfortsatzes. Wissensch. Mitteilg. d. phys.-med. Soc. zu Erlangen. 1859. 1. Bd. S. 7—16.

Gerold, E., Untersuchungen über den Processus vermiformis des Menschen. Mit 1 Taf. Diss. München. 1891.

Giannelli, Luigi, Note anatomiche sull' appendice cecale. Atti Accad. Sc. med. e nat. Ferrara. Anno 77. 1903. S. 203—212. Referiert in Schwalbes Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Lit. 1903. N. F. 9. Bd. 1905. S. 426.

Giebel, C. G., Die Säugetiere. 1855.

Gratiolet, L. P., et Alix, P. H. E., Recherches sur l'anatomie du Troglodytes Aubryi. Nouv. archives du Muséum. T. II. S. 1—264. 1866.

Grynfeltt, E., et Delmas, J., Forme du segment caeco-appendiculaire de l'intestin. Montpellier méd. Année 48. Sér. 2. T. 22. 1905. S. 357—359. Referiert in Schwalbes Jahresber. über d. Fortschr. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 11. Bd. Lit. 1905. III. Teil. S. 381. 1906.

Hansen, Fehlen des Wurmfortsatzes. Münch. med. Wochenschr. Jahrg. 59. 1912. Nr. 50. S. 2735.

Hartmann, H., Anomalies dans la situation du caecum. Bull. de la soc. anat. de Paris. 1887. LXIIe année. 5. Sér. T. I. S. 311—312.

Derselbe, Les fossettes iléo-caecales et la hernie de Rieux. Ibid. 1888. LXIIIe année. 5. Sér. T. II. S. 983—984.

Hartmann, H. J., Die Bauchfelltaschen in der Umgebung des Blinddarmes. Inaug.-Diss. Tübingen. 1870. — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Hartmann, R., Beiträge zur zoologischen und zootomischen Kenntnis der sogenannten anthropomorphen Affen. Arch. f. Anat. und Phys. 1872. S. 107—151 und 474—502.

Derselbe, Die menschenähnlichen Affen und ihre Organisation im Vergleich zur menschlichen. 1883.

Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Handb. der Muskellehre. — Handb. der Nervenlehre. 2. Aufl. 1872.

Home, E., An description of the anatomy of the Ornithorhynchus paradoxus. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London. 1802. P. I. S. 67—84.

Derselbe, Description of the anatomy of the Ornithorhynchus Hystrix. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London 1802. P. I. S. 348—364.

Humphry, On some points in the anatomy of the Chimpanzee. Journ. of Anat. and Phys. Vol. I. 1867. S. 254—268.

Huntington, G. S., Anatomy of the peritoneum and abdomen. Philadelphia and New York. 1903. 292 S. — Das Werk stand mir leider nicht zur Verfügung.

Huschke, E., Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen des menschlichen Körpers. Soemmerings Handbuch. 1844.

Huxley's Lectures on the structure and classification of the mammalia. Med. Tim. and Gaz. 1864. Vol. I.

Hyrtl, Beiträge zur vergleichenden Angiologie. IV. Das arterielle System der Monotremen. Denkschr. der Kais. Akad. der Wissensch. Wien. Math.-Naturwiss. Klasse. 5. Bd. 1853.

Derselbe, Chlamydophori truncati cum Dasypode gymnuro comparatum examen anatomicum. Denkschr. der K. Akad. d. Wissensch. Bd. X. 1855.

Derselbe, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1878.

Joessel, G., Lehrbuch der topograph. Anatomie. 1889.

Jonnesco et Juvara, Anatomie du caecum et de l'appendice iléo-caecal. Bull. de la soc. anat. de Paris. 1894. 5. Sér. T. VIII. S. 38.

Dieselben, Anatomie des ligaments de l'appendice vermiculaire et de la fossette iléo-appendiculaire. Le progrès méd. 1894. 22e année. T. XIX.

Keith, A., On the Chimpanzees and their relationship to the Gorilla. Proc. of the Zoolog. Soc. of London. 1899. S. 296—312.

Derselbe, The anatomical evidence as the nature of the caecum and appendix. Proc. of the anat. soc. of Great Britain and Ireland. 1903. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXVIII. 1904. S. VII—XX.

Kelly and Hurdon, The vermiform appendix and its diseases. 1905. — Die Arbeit stand mir leider nicht zu Gebote.

Kohlbrügge, J. H. F., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. 2. Teil: Zool. Ergebn. einer Reise in Niederländisch-Ostindien, herausgegeben von Max Weber. Bd. I. 1891/92.

Kopsch, Fr., Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. 1907.

Kostanecki, K., Zur vergleichenden Morphologie des Blinddarmes unter Berücksichtigung seines Verhältnisses zum Bauchfell. Teil I. 8 Taf. und 9 Fig. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. anat. Inst. H. 146. (Bd. 48. H. 3). S. 307 bis 388. 1913.

Derselbe, Stosunek kiszki ślepej do Kreski grzbietnej w szeregu gromad kregowców (Verhältnis des Blinddarms zum dorsalen Mesenterium in der Wirbeltierreihe). 9 Fig. Nowiny lekarskie. Rok 25. Zeszyt 12. 5 S. — In Schwalbes Jahresber. Bd. 19. 1913. Teil III. S. 393 referiert.

Derselbe, Znaczene morfologiczne faldów ostrzewnej okolo Kiszki ślepej i wyrostka robaczkowego cytowieka (Morphologische Bedeutung der Peritonealfalten der Ileo-cäcalgegend beim Menschen). 5 Fig. Krakowie Przeglad lekarski. 1913. Nr. 1. — In Schwalbes Jahresber. Bd. 19. 1913. Teil III. S. 393 referiert.

Lafforgue, E., Recherches anatomiques sur l'appendice vermiculaire. et le caecum. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. 1893. S. 140—167.

Langer, Die Peritonealtaschen am Cäcum. Wochenbl. der Zeitschr. der k. k. Gesellsch. d. Ärzte in Wien. 1862. S. 129—131.

Lecompte, M., De l'absence congénitale de l'appendice caecal; apport d'un nouveau cas. Thèse de Nancy 1911.

Legueu, F., La situation du caecum chez l'enfant. Bull. de la soc. anat. de Paris. 5e Sér. T. VI. 1892. S. 55—69.

Lémemicier, A., Essai sur l'anatomie du caecum. Thèse de Paris. 1887. No. 352. S. 62.

Letulle, Maurice, L'appendice vermiforme de l'homme. Compt. rend. hebdom. de la soc. de biol. T. 60. No. 18. S. 842—844. 1906.

Leyh, Anatomie des animaux domestiques. 1871. — Das Werk stand mir leider nicht zur Verfügung.

Liertz, Rhaban, Über die Lage des Wurmfortsatzes. Arch. f. klin. Chir. Bd. 89. H. 1. S. 55—96. 1909.

Derselbe, Über die Lage des Wurmfortsatzes. 3 Taf. u. 12 Fig. Berlin, 1909. V und 146 S. — Das Buch stand mir leider nicht zur Verfügung.

Derselbe, Über die Lage des Wurmfortsatzes. 2. Die Lage des Wurmfortsatzes beim Fetus und bei Kindern. Inaug.-Diss. Med. München 1910. 12 S.

Lockwood, C. B., The development of the great omentum and transverse mesocolon. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XVIII. 1884. S. 257—264.

Lockwood, C. B., and Rolleston, H. D., On the fossae round the caecum and the position of the vermiform appendix, with special reference to retro-peritoneal hernia. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXVI. 1892. S. 130—148.

Looten, J., Un cas d'absence presque totale d'appendice iléo-coecal. 2 Fig. Bibliogr. anat. T. 18. Fasc. 6. S. 299—302. 1909.

Low, A., The relation of meconium to the foetal appendix. Lancet 1903. S. 1220—1222.

Luschka, H., Über die peritoneale Umhüllung des Blinddarmes und über die Fossa ilio-coecalis. Virchows Archiv. 21. Bd. 1861. S. 285—288.

Derselbe, Die organische Muskulatur innerhalb verschiedener Falten des menschlichen Bauchfells. Archiv f. Anat. u. Phys. 1862. S. 202—209.

Derselbe, Anatomie des Menschen. 2. Bd. 1863.

Macalister, A., A monograph on the anatomy of Chlamydophorus truncatus (Harlan) with notes on the structure of other species of Edentata. The Transact. of the Roy. Irish Acad. Vol. XXV. 1875.

M'Adam Eccles, Abnormally long vermiform appendices. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 34. Proc. of Anat. Soc. of Great Britain and Ireland. S. XXIV—XXV. 1900.

Magerstedt, C., Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie des Wurmfortsatzes. Inaug.-Diss. Berlin. 1908. 36 S. Mit 3 Tabellen.

Magnan, A., Influence du régime alimentaire sur le gros intestin des oiseaux. Compt. rend. de la soc. de biol. de Paris. T. 71. 1911. No. 35. S. 617—619.

Derselbe, Le coecum chez les mammifères. Compt. rend. de l'académie des sc. Paris. T. 154. 1912. No. 7. S. 452—454.

Mariau, Variabilité des rapports de l'appendice avec le coecum. Bibliogr. anat. 1900. T. VIII. S. 227—230.

Mayer, Zur Anatomie des Orang-Utang und des Chimpanse. Arch. f. Naturgesch. von Troschel. 22. Jahrg. 1856. Bd. I. S. 281—304.

Meckel, J. Fr., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. 1826..

Ménard, P., Des variétés anatomiques de l'appendice caecal et de leur influence sur la pathologie de l'appendice. Thèse de Paris, méd. 1902.

Mériel, E., L'appendice sénile. Etude anatomique et clinique. 8 Fig. Rev. gynécol. et chir. abdom. T. 11. No. 2. S. 329—364. 1907. — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Merkel, Fr., Handbuch der topogr. Anatomie. 1899. 2. Bd.

Derselbe, J. Henles Grundriss der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. 1901.

Derselbe, Die Anatomie des Menschen. Atlas zur Eingeweidelehre. 1915.

Mivart, G., The Cat. 1881.

Müller, P., Zur Topographie des Processus vermiformis. Centralbl. f. Chir. Jahrg. 28. S. 681—683. 1901.

Muthmann, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blinddarmes und der lymphoiden Organe des Darmkanals bei Säugetieren und Vögeln. 6 Taf. Anat. Hefte. Abt. 1. Arb. anat. Inst. H. 144. (Bd. 48. H. 1). S. 65 bis 114. 1913.

Nowicki, W., Anatomische Untersuchungen über Appendix und Appendicitis. Virchows Arch. Bd. 195. S. 175—227.

Derselbe, Etudes sur l'appendice vermiculaire au point de vue anatomique et pathologique. Tygodnik. lek. Lemberg. 1908. Bd. 3. S. 147—151, 167—170, 178—182, 195—199, 207—209 (Polnisch). Referiert in Schwalbes Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 14. Bd. Lit. 1908. III. Teil. S. 368. 1910.

Nuhn, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1878.

Oppel, A., Lehrb. der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. 1897.

Derselbe, Verdauungsapparat. Ergebn. der Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. X—XVI. 1900—1906.

Owen, R., On the Anatomy of the Orang-Utan (Simia satyrus L.). Proc. of the comitee of science and correspondence of the Zoolog. Soc. of London. P. I. 1830—1831. S. 4, 9, 28, 67.

Derselbe, On the Anatomy of Vertebrates. Vol. III. 1868.

Parson, F. G., On the anatomy of Petrogale xanthopus compared with that of other Kangoroos. Proc. of the Zoolog. Soc. of London. S. 683—714 for 1896.

Derselbe, On the form of the caecum. 12 Fig. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 42. 1907. S. 30—39.

Patten, Ch. J., The form and position of the thoracic and abdominal viscera of the ruffed Lemur (Lemur varius). 4 Taf. und 1 Fig. Transact. R. acad. Med. Ireland. Dublin 1899. Vol. 17. S. 652—677.

Pérignon, L., Etude sur le développement du péritoine. Thèse de Paris. 1892.

Peronidi, G., Recherches anatomiques sur le caecum et son appendice. Rev. de chir. Année 20. 1900. Vol. 22. S. 221—225.

Plummer, R. H., The vermiform appendix. 3 Pl. und 5 Fig. im Text. Transact. of the first panameric. med. Congr. Washington. 1893. P. 2. S. 1166—1168. 1895/96. Referiert in Schwalbes Jahresber. über die Fortschr. d. Anat. und Entwickelungsgesch. Lit. 1896. N. F. 2. Bd. S. 421. 1898.

Poirier, P., et Charpy, H., Traité d'anatomie humaine. Vol. IV. 1901.

Quénu, Heitz-Boyer, Anatomie du caecum et de l'appendice. Bull. et mém. de la soc. anat. de Paris. T. VI. 6. Sér. 1904. S. 777—788.

v. Rapp, W., Anatomische Untersuchungen über die Edentaten. 1852.

Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl. 1898.

Reid, Douglas G., Studies of the intestine and peritoneum in the human foetus. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 45. 1911. P. I. S. 73—84. P. II. S. 406—415.

Derselbe, Notes on the folds of peritoneum connected to the appendix, and a caeco-appendicular fold. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 46. 1912. S. 239—243.

Derselbe, Studies of the intestine and peritoneum in the human foetus. Ibid. Vol. 46. 1912. S. 400—415.

Derselbe, Notes on the retro-colic fossa, splenic process of peritoneum, and bloodless fold of Treves. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 47. 1913. S. 479 to 485.

Ribbert, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Wurmfortsatzes. Virchows Arch. 1893. Bd. 132. S. 66—90.

Ricketts, B. Merrill, The Appendix vermiformis and cecum. A comparative study (1814—1901). Journ. of the American Med. Assoc. Vol. 36. No. 22. 1901. S. 1536—1538.

Rieux, L., Considérations sur l'étranglement de l'intestin dans la cavité abdominale et sur un mode d'étranglement non décrit par les auteurs. 72 S. Paris. 1853. Thèse de méd. No. 128. — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Ringnell, C. J., Measurements of the appendix. Med. Record. New York. Vol. 50. S. 104. 1896.

Robinson, R., Les dimensions du caecum et la typhéctasie. Compt. rend. de l'acad. des sc. T. 150. No. 16. S. 639—640. 1910.

Rogie, Note sur l'évolution de la portion intra-abdominale du tube digestif et de son mésentère. Bull. de la soc. anat. de Lille. 1889. — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Rogie et Pérignon, Etude sur l'anatomie normale de l'appendice iléo-caecal. Journ. des sc. méd. de Lille. 1893. — Die Arbeit stand mir leider nicht zur Verfügung.

Romiti, Trattato di Anatomia dell' uomo.

Sandifort, G., Ontleedkundige Beschouwing van een' volwassen Orangoetan. Verhandelingen over de Natuurlijke geschied. der Nederlansche overzeesche bezittingen. Zoologie. 1839—1844. S. 29—56.

Sappey, Ph. C., Traité d'anatomie descriptive. 1877.

Schott, Beiträge zur Anatomie der Fossa iliaca. Wochenblatt der Zeitschr. der k. k. Gesellschaft der Ärzte in Wien. 1862. S. 345—347.

Schridde, H., Über den angeborenen Mangel des Processus vermiformis. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie des menschlichen Blinddarms. Virchows Arch. 1904. Bd. 177. S. 150—176.

Schwalbe, G., Die Abstammung des Menschen und die ältesten Menschenformen. Kultur der Gegenwart, Anthropologie.

Scott, Sydney R., Small vermiform appendix. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 42. 1908. S. 347. Mit 1 Fig.

Shiels, Franklin, G. Absence of appendix. The Journ. Amer. Med. Assoc. Vol. 57. No. 19. S. 1535. 1911.

v. Siebold und Stannius, H., Lehrb. der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 2. Teil. 1846.

Sobotta, J., Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. 1904. II. Abt.

Sperino, G., Anatomia del Cimpanzè. 1897.

Sprengel, O., Appendicitis. Deutsche Chirurgie. Lieferung 46d. 1906.

Strauss-Dürkheim, H., Anatomie du chat. 1845.

Struthers, J., On varieties of the appendix vermiformis, caecum, and ileocolic valve in man. 1 Taf. Edinb. Med. Journ. V. 39. S. 289. 1893/94.

Tarenetzky, A., Beiträge zur Anatomie des Darmkanals. Mém. de l'acad. impér. des sc. de St. Pétersbourg. VII. Sér. T. XXVIII. 1881. 55 S.

Testut, L., Traité d'anatomie humaine. Vol. IV. 1905.

Testut, L., et Jacob, O., Traité d'anatomie topographique. T. II. 1906.

Thompson, Ralph, Direction of the ileo-caecal aperture. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 42. 1908. S. 347—348.

Toldt, C., Bau- und Wachstumsveränderungen der Gekröse des menschlichen Darmkanales. Denkschriften der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Math.-Naturwiss. Klasse. 1879.

Derselbe, Die Formbildung des Blinddarmes. Verhandl. d. anat. Gesellsch. in Strassburg. 1894. Ergänzungsheft z. Anat. Anz. IX. Bd. 1894. S. 219 bis 223.

Derselbe, Anat. Atlas. 1914. 4. Lief.

Traill, Th. Stew., Observations on the anatomy of the Orang-Utang. Memoirs of the Wernerian Nat. Soc. Edinburgh. Vol. III. S. 1—49. 1821.

Treitz, W., Hernia retroperitonealis. Ein Beitrag zur Geschichte der inneren Hernien. Prag. 1857.

Treves, Fr., Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. The British Med. Journ. 1885. Vol. I. S. 415, 470, 527, 580.

Trevor, R. S., A very long vermiform appendix enclosed in a canal behind the caecum and ascending colon. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 36. Proc. of the Anat. Soc. Great Britain and Ireland. S. XLII—LXIV. Mit 1 Fig.

Tuffier, M., Conformation extérieure et vaisseaux du caecum. Bull. de la soc. anat. de Paris. 1886. LXIè année. 4. Sér. T. XI. S. 652—653.

Derselbe, Rapports du péritoine et du caecum. Ibid. S. 632—633.

Derselbe, Etude sur le caecum et ses hernies. Arch. gén. de méd. Vol. 159. 1887. Vol. I. S. 641—666.

Tyson, E., Orang-Outang, sive Homo sylvestris or the Anatomy of a Pygmie compared with that of a monkey an Ape and a Man. 1699.

Vallée, P. H., Situation du caecum et de l'appendice chez l'enfant. Thèse de Paris, méd. 1900.

Valtorta, F., Ricerche sulla regione ileo-cieco-appendicolare del feto e del neonato. Osservazioni anatomiche e cliniche. Atti Soc. Lomb. Sc. med. biol. Vol. 3. Fasc. 3. S. 181—184. 1914. Ann. Obstetr. et Ginecol. Anno 36. No. 5 S. 441—490. Referiert in Schwalbes Jahresber. Bd. 21. 1914. Teil III. S. 413—414.

Vogt, C., et Yung, E., Traité d'anatomie comparée. Paris. 1894.

Vrolik, W., Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpansé. 1841.

Waldeyer, Hernia peritonealis nebst Bemerkungen zur Anatomie des Peritoneum. Virchows Arch. Bd. 60. 1874. S. 66—92.

Weinberg, M., De l'existence de l'appendice chez les singes inférieurs avec remarque à ce sujet par M. Trouessart, l. c., S. 845—846. Compt. rend. hebdom. de la soc. de biol. T. 60. No. 18. S. 844—845. 1906.

Wertheim, A., Contribution à l'anatomie et la topographie de l'appendice vermiforme et du coecum. Przglad chirurg. Varsovie. T. 5. 1902. S. 1—38. Referiert in Schwalbes Jahresber. über d. Fortschr. der Anat. u. Entwicklungsgesch. Lit. 1902. N. F.8. Bd. 1903. S. 302/303.

Widerhofer, H., Beobachtungen aus den Kinderheilanstalten Wiens. S. 38—39. Jahrbuch der Kinderheilkunde. II. Jahrg.

Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1906.

Winkler, Carl, Die Erkrankungen des Blinddarmanhanges (Processus vermiformis). 10 Taf. u. 22 Fig. Jena. 1910.

Wyman, J., An account of the dissection of a Black Chimpanzee (Troglodytes niger). Proc. of the Bost. Soc. of Nat. hist. Vol. V. S. 274—276. 1854—1856.

v. Zoege-Manteuffel, Die Achsendrehungen des Cäcums. Verh. deutsch. Ges. Chirurg. Kongr. 27, abgeh. in Berlin. 1898. S. 546—551.

Zuckerkandl, E., Zur Anatomie von Chiromys Madagascarensis. Mit 10 Taf. und 9 Textfig. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Math.-Nat. Kl. Bd. 68. Wien. 1900. S. 89—200.

(Aus der Dr. Senckenbergischen Anatomie der Universität Frankfurt a. M.)

ÜBER DIE

FUNKTIONELLE STRUKTUR DES OBERKIEFERAPPARATES BEI NEUWELTAFFEN.

VON

MATHILDE BARTH,
APPROB. ZAHNÄRZTIN IN BERN.

MIT DEN TAFELN 1/2 UND 19 TEXTABBILDUNGEN.

1. Einleitung.

Ernst Kapp schreibt 1877 in seinen „Grundlinien der Philosophie der Technik: „Die Wunder der spongiösen Knochenregion sind aufgedeckt. Der harte Knochen muss die Wahrheit sagen. Und er wird ihrer im Laufe der Zeit noch viele neue ungeahnte zu sagen haben, bevor das Goethesche Wort: es ist nichts in der Haut, was nicht im Knochen ist, vollständig beglaubigt ist. — Das schwammartige Gebilde der Knochensubstanz, die Spongiosa, hatte von jeher offen vor aller Augen gelegen. Es war dem Menschen der Vorzeit, dessen Steinbeil behufs Auflösung der Markhöhle den Knochen in der Längsrichtung spaltete, und dem Anatomen der Neuzeit in gleicher Weise bekannt. Die aus kleinen Platten und Balken bestehende Vergitterung, ohne dass sie Gegenstand eingehender Forschung geworden wäre, war eben einfach da. Das war alles. — Der allgemeine Zweck des Knochengerüstes schien jedem einleuchtend und bedurfte keiner weiteren Erklärung. Die Mittel aber, mit welchen die Natur ihren Zweck erreicht, entzogen sich solange einer näheren Untersuchung, wie der Knochen in seiner organischen Einordnung nicht begriffen war. Sein Wachstum erschien gleich den Veränderungen anorganischer Kräfte als eine Vergrösserung durch Ansatz neuer Knochenmaterie und galt als eine Art Stütze und Tragwerk, welche, wie Holz und Stein, die Auflösung des übrigen Körpers Jahr-

hunderte hindurch überdauere. Infolge jedoch der allmählichen Klärung und Vertiefung des Begriffes vom Organismus und bei der sich mehr und mehr befestigenden Einsicht, dass der Zweck eines organischen Bestandteiles, d. h. eines organischen Gliedes, auch zugleich dessen einzige Bestimmung ist, dass also „die Art, in welcher der Knochen aufgebaut ist, die einzig mögliche Architektur desselben ist", fing man an, den sog. toten Knochen mit ganz anderen Augen zu betrachten. — Inzwischen hatte die Technik draussen über Schluchten und Gewässer hinweg mechanische Vorrichtungen aufgeführt, deren nach mathematischen Sätzen berechnete Formen ganz demselben Zweck entsprachen. Dank der Fügung der Umstände trafen die rechten Männer am rechten Fleck zusammen; wie Schuppen fiel es ihnen von den Augen — und ein neuer glänzender Lichtstrahl durchzuckte die Wissenschaft."

Kapp spielt hier an auf die denkwürdige Sitzung der Züricher Naturforschenden Gesellschaft im Jahre 1867, die uns Julius Wolff in seinem Werk „Das Gesetz der Transformation der Knochen" schildert: „Ein für die Wissenschaft überaus glücklicher Zufall hatte es gefügt, dass, als Hermann von Meyer seine Präparate in der naturforschenden Gesellschaft demonstrierte, gerade der für diesen Gegenstand berufenste unter den Gelehrten aller Orten und Zeiten, gerade der Begründer der graphischen Statik, Culmann, zugegen war. Karl Culmann bemerkte bei Betrachtung der Meyerschen Präparate, dass die Spongiosabälkchen an vielen Stellen des menschlichen Körpers in denselben Linien aufgebaut sind, welche er für solche Körper zu zeichnen gelehrt hatte, welche ähnliche Formen haben wie die betreffenden Knochen und ähnlichen Kräfteeinwirkungen ausgesetzt sind, wie diese." Die von einem Schüler Culmanns alsbald ausgeführte Einzeichnung der „Zug- und Drucklinien" in einem dem Oberschenkel analog gestalteten und analog belasteten Kran „zeigte, dass

diese Linien in der Tat ganz und gar identisch waren mit denjenigen, welche die Natur am oberen Ende des Oberschenkels durch die Richtungen, die sie hier den Knochenbälkchen gegeben, in Wirklichkeit ausgeführt hat".

In diese Jahre fallen auch die wichtigen Vorarbeiten Roux' auf dem Gebiet der Entwickelungsmechanik und das Ausarbeiten seiner Lehre von der „funktionellen Selbstgestaltung des Knochens", worunter er „eine Anpassung an die Funktion durch Ausübung derselben, wobei das Wesentliche die Erhöhung der Dauerfähigkeit ist" versteht. Die Begründung findet er in dem trophischen Reiz, den die Erschütterung und Spannung durch Zug und Druck verursacht. Dies ist am besten zu erkennen bei Teilen mit statischer Funktion, da hier der Reiz genau nach der graphischen Statik bestimmbare Formen annimmt. So treten zuletzt die Knochenbälkchen in der Richtung der stärksten Inanspruchnahme am meisten hervor. Die äussere Gestalt schmiegt sich entsprechend an. Innere Struktur und äussere Form beweisen deshalb die Vollziehung der Funktion, welche die ansetzenden Muskeln ausüben.

Mit Roux vertritt Triepel die Ansicht, „dass eine gegebene Funktion immer mit dem Minimum an Material oder mit dem gegebenen Material ein Maximum an Funktion geleistet werden kann". Ähnlich spricht sich ein anderer neuerer Forscher, Gebhardt, aus, der wohl die Knochenform, nicht aber die innere Architektur für vererblich hält. Dieses Thema näher beleuchtend, gelangt er zu der Überzeugung, „dass der Vererbung die Rolle des Bauherrn und der zwingenden Umstände anheimfällt, dass sie, wie der Bauherr, den Grundplan gibt, dessen Ausführung und Detaillierung den Technikern „Entwickelungsmechanik und funktionelle Anpassung" zufällt, dass sie die äussere Form bestimmt, die dann durch einen inneren besonderen Bau auch mechanisch widerstandsfähig herzustellen ist."

Gebhardt und Roux weisen auf die Zusammenfassungen Julius Wolffs hin, der sein „Transformationsgesetz der Knochen“ nicht als ein Gesetz der allmählichen Umbildung der Knochen vom Anfang ihrer normalen Entwickelung an formuliert, sondern bloss als Gesetz derjenigen Änderungen, welche von Roux als „funktionelle Anpassung“ bezeichnet werden. D. h. die Knochen können sich in ihrer Struktur neuen statischen Bedingungen, also neuen Zug- und Druckwirkungen, derartig anpassen, dass in genügend langer Zeit der Knochen die dieser neuen Funktionsweise vollkommen entsprechende, zweckmässige Struktur und Gestalt erlangt.

Zurückhaltend äussert sich 1908 Triepel noch dahin, dass die Funktion nicht immer in der Spongiosa reine trajektorielle Formen hervorbringe, aber doch imstande sei, „in geeigneten Fällen die Knochenarchitektur zu gestalten in einer Weise, dass sie mindestens einem trajektoriellen Bau sehr nahe steht“. Andererseits gibt er, rückblickend auf die umfassenden Arbeiten Wolffs, zu, dass wir beim normalen Knochen dieselben Bauweisen in der Spongiosa sehen wie im transformierten, und daher die Wahrscheinlichkeit sehr gross ist, „dass auch beim normalen Knochen alles, was in der Spongiosa trajektoriell ist, vom Individuum funktionell erworben wurde“.

Aus den bisher erwähnten Forschungen hat sich besonders die Spongiosastruktur der Röhrenknochen als auffällig trajektoriell gestaltet ergeben. Die Verhältnisse im Deckknochen sind viel komplizierter. Darin liegt die Ursache, weshalb man verhältnismässig spät zu deren Studium kam. Der erste Forscher, der uns mit den funktionellen Strukturen speziell im Schädelbau eingehender bekannt macht, ist meines Wissens Walkhoff. Seine Arbeiten gelten dem Anthropomorphen- und Menschenschädel, speziell dem Unterkiefer. Er bringt die trajektoriellen Strukturen des Unter-

kiefers in Zusammenhang mit der Funktion, die auf der Mechanik der Muskulatur beruht. Mit Hilfe der Methode der Röntgenphotographie gelangt er zu einer systematischen Übersicht. Nach ihm beweisen die innere Struktur und die äussere Form die Vollziehung der Funktion. Aus der vererbten Anlage erwächst die spätere Kieferform eines jeden Individuums durch die Funktion der ansetzenden Muskeln (der Unterkiefer ist nicht dem statischen Einfluss unterworfen!), wobei die Zähne die wesentlichen Überträger der aufgewendeten Kraft sind und durch ihre Grössenentwickelung, ihren Gebrauch und Verlust formgestaltend wirken. Ganz kurz beleuchtet Walkhoff die Verhältnisse im Oberkiefer. Er macht aufmerksam auf eine als „Crista alveolo-zygomatica" bezeichnete, äusserlich erkennbare „Druckleiste" beim Anthropomorphen- und Menschenschädel. Diese Knochenverstärkung beginnt an der facialen Fläche des Oberkiefers zwischen M_1 und M_2, steigt in schwach convexem Bogen in den Processus zygomaticus der Maxilla auf, um schliesslich im oberen Orbitalrand und Jochbogen zu enden. Ihre Kraftkomponente im Unterkiefer findet Walkhoff als „den Teil der Linea obliqua externa, welcher in der Richtebene des M_1 endet". Wichtig ist ferner die Erkenntnis des Autors, dass diese sowohl äusserlich, als auch in der inneren Struktur stark ausgeprägten Leisten zur Stelle führen, wo wir die stärkste Beanspruchung beim Kauakt finden. — Die Existenz von Trajektorien im Unterkiefer schon während des Embryonallebens, besonders aber zur Zeit der Geburt, wird von Walkhoff an Hand von Röntgenbildern nachgewiesen. Die Weiterentwickelung und Verschiebung kommt zustande, indem „beim Durchbruch eines hinteren Zahnes jeweilen das bestehende Trajektorium zerstört und jedesmal hinter dem durchbrechenden Zahn ein neues gebildet wird". — Walkhoff stellt ferner fest, dass im Greisenalter

ein Teil der trajektoriellen Züge im Unterkiefer wieder verloren geht, und dass dafür der Verlust der Zähne und die Abnahme der Muskelleistung die Ursache abgibt. Ihnen aber gegenüber steht ein trajektorielles Hauptsystem, das er „Trajektorium des Rückstosses" nennt, welches sich zeitlebens erhält und somit offenbar als Manifestation des Grundgerüstwerkes des Unterkieferhebels aufzufassen ist.

Mit den Verhältnissen der trajektoriellen Strukturen des Oberkiefers, die schon Walkhoff selber andeutungsweise behandelt, beschäftigt sich eingehender einer seiner Schüler, Goerke. Auch seine Untersuchungsmethode verwertet vorzugsweise das Röntgenverfahren. Er findet die Ursache der mannigfaltigen Schädelformen insbesondere in bezug auf den Kieferapparat in dem verschiedenartigen Aufbau der inneren Struktur, bedingt durch die Funktion, d. h. direkt durch die Muskulatur, indirekt durch die Zähne. Er weist bei Betrachtung der mächtigen Entwickelung des Gesichtsskelets gegenüber dem Gehirnschädel der Anthropomorphen auf den Satz des Selenka-Werkes: „Es sind die mächtigen Dauerzähne, es ist die Funktion des Fressens, dem sich die Form des Gesichtsschädels anzupassen hat." Goerke geht auf das Studium der von Walkhoff erwähnten „Druckleisten" des Oberkiefers näher ein. Dabei gelten auch seine Untersuchungen nur Schädeln von Anthropomorphen und Mensch. Die Ergebnisse seiner Forschungen sind kurz folgende: Schon bei äusserer Betrachtung können wir eine systematische Einteilung der Knochenverstärkungen innehalten. Zu unterscheiden sind nach ihm: 1. Eine beim Menschen schwach ausgebildete Crista canina. Sie entspringt von der Alveole des Caninus, steigt medianwärts auf zur seitlichen Nasenwand und vereinigt sich mit der anderseitigen zu einem Knochenpfeiler im Nasenrücken unterhalb der Sutura nasofrontalis. Ihr entspricht im Röntgenbild ein Trajektorium der Front-

zähne. 2. Eine Crista alveolo-zygomatica: sie beginnt an der facialen Wand des Oberkiefers zwischen M_1 und M_2 und geht, das Wangenbein durchquerend, über in die Jochbogeneinstrahlung. Diese Leistenstruktur entspricht dem Trajektorium der Backenzähne. — So haben wir beiderseitig zwei Pfeiler, die den von unten auf die Zahnwurzeln wirkenden Kaudruck im Knochen nach oben übertragen. Indem sich im Nasenrücken, wie oben erwähnt, die beiderseitigen vorderen Pfeiler zu einem einzigen vereinigen, finden wir die Illustration dessen, was Goerke unter dem „3-Pfeiler-System" des Gesichtsskelets versteht. Als kräftige Bindeglieder und Stützen, zur Vollendung dieses Fachwerkbaues der Natur, kommen in Betracht: der cristenartige, wulstige Orbitalrand, der Alveolarfortsatz, der Nasenrücken selber und schliesslich eine von Goerke zum ersten Male beobachtete Verbindungsbrücke zwischen der Crista canina und der Crista alveolo-zygomatica. Sie beginnt an der Stelle der Jochbogeneinstrahlung und verläuft, unterhalb vom unteren Orbitalrand, schräg aufwärts nach der Medianen, um sich über der Caninuswurzel mit der Crista canina zu vereinigen. Eine Weiterbildung dieser Knochenverstärkungen in den Knochenaussparungen findet Goerke in der wabenartigen Bauart des Bodens des Sinus maxillaris. Dabei weist er auf die Anordnung stärkerer Knochenleisten im Antrumboden, deren Bedeutung er darin sieht, dass sie den zwischen die Wurzeln der beiden trajektoriellen Systeme im Oberkiefer sich geltend machenden Druck aufnehmen sollen. Die Entstehung dieser Leisten wird nach ihm bedingt durch den Druck der einzelnen Zähne, sie sind also als Fortsetzung der „Wurzeltrajektorien"[1]) aufzufassen. Zur Verstärkung sind Kreuzungssepten als eigentliche Verstrebungen ausgebildet.

---

[1]) „Wurzeltrajektorien": Die Kauflächen der nach vorne geneigt gestellten Anthropomorpheninzisiven treffen direkt aufeinander, der von unten auf

Auf einem anderen Weg hat in neuerer Zeit H. Bluntschli sich der Frage der funktionellen Gestaltung im Oberkiefer genähert. Er geht von der Rolle des Jochbogens beim Kaumechanismus aus und spricht direkt von einem „Jochbogenproblem". Nach ihm „enthält die äussere Oberkieferwand und ebenso der Gaumen zweifellos ein bedeutsames System von feinsten Knochenbälkchen: ein maxillo-nasales resp. palatinales Strebepfeiler-System". (Genannter Autor, dessen Forschungen sich auf das „Gebiss der Primaten mit Ausblicken auf jenes der Säugetiere überhaupt" beziehen, betont in seinen Veröffentlichungen ausdrücklich, dass es sich um reine Hypothesen handle, die sich aber als logische Folgerungen aus den bisher erforschten Tatsachen ergeben.) Der Jochbogen selber hat nach Bluntschli eine sehr wichtige Rolle beim Mechanismus des Kauens. Das Zubeissen beim kräftigen Kauen geschieht nämlich nicht nur durch Hebung der Mandibel und Anpressen der unteren Molaren gegen die oberen, sondern es wird durch die Masseter-Wirkung neben dem aufwärts gerichteten Druck der Unterkiefermahlzähne gleichzeitig ein abwärts gerichteter Druck in den Oberkiefermolaren entstehen müssen und somit die

sie wirkende Druck wird sich also palatinalwärts übertragen müssen. Deshalb bilden sich Streben aus Knochenbälkchen, die rechtwinklig von der Wurzelscheide ausgehen. Sie wieder sind verstrebt gegeneinander durch Knochenzüge, die der Wurzelscheide parallel verlaufen. Von der Wurzelspitze selber geht eine Verstärkung verdichteter Spongiosa aus, die den Zahn vor dem Hineindrücken in den Kiefer bewahrt. Dann folgt eine Schicht unregelmässiger rundmaschiger Spongiosa. Durch diese Anordnung kommt eine Art Federung zustande. So finden wir — nach Goerke ein glänzender Beweis der Theorie Roux' — auch die Erklärung für die mit dieser Bauart verbundene Abflachung des Gaumens. (Mensch: Scherenbiss; Spongiosa schlecht entwickelt, Gaumen mehr oder weniger gewölbt, deutliche Alveolarfortsätze.) Ein Eintreiben der Molaren ins Antrum wird also verhindert durch die von der Wurzelscheide schräg aufwärts ziehenden Knochenbälkchen, die an der anliegenden Wurzelscheide endigen oder — bei den Molaren — als Leisten ins Antrum sich fortsetzen. Bei Belastung eines einzelnen Zahns findet also sofort eine Übertragung auf die Nachbarzähne statt.

Nahrung zwischen Druck und Gegendruck „zermalmt“ werden. Bluntschli weist also dem Masseter und seinem Synergisten, dem Pterygoideus internus, eine besonders wichtige Rolle beim Kauen zu und fasst die Aufgabe des Temporalis als für die Geschwindigkeit des Kieferschlusses entscheidend auf. (Unterkieferschnappbewegung.) Genauer lautet seine Anschauung folgendermassen: „Das eigentliche Kauen darf nun nicht nur — wie dies bisher geschah — als ein festes Annähern der unteren Zähne an die oberen aufgefasst werden. Vielmehr zeigt eine einfache Überlegung, dass der Masseter bei einer Kontraktion nicht nur den Unterkiefer an den Oberkiefer heranziehen, sondern gleichzeitig Druck und Gegendruck erzeugen muss (s. Fig. 1), so dass die Nahrung zwischen beiden Zahnreihen gewissermassen zermalmt wird. Warum dies? Der Jochbogen, an dem, wie wir sahen, der wichtigste Kaumuskel angreift, lässt sich als ein Gewölbe auffassen, das nur vorn und hinten dem Schädel aufruht. Seine Gestalt wechselt in der Säugetierreihe, insofern er bei vielen Formen mit gewaltiger Kauleistung nicht nur eine starke Wölbung nach der Seite, sondern auch nach obenzu aufweist. Wenn nun der Masseter sich kontrahiert und den Unterkiefer an den Oberkiefer herangezogen hat, dann muss sich bei weiterer Zusammenziehung notgedrungen ein Zug nach unten an dem Jochbogengewölbe geltend machen. Die straffe Muskelkontraktion sucht also die scheitelwärts gerichtete Wölbung des Gewölbes abzuflachen, und da sie ja nicht nur nach unten, sondern gleichzeitig auch nach innen zieht, ist sie auch bestrebt, den Jochbogen an den Schädel heranzupressen. — Jeder Druck, der sich auf die Kulmination eines Gewölbes geltend macht, überträgt sich aber notgedrungen auf seine Widerlager. Hinten ist dies in der Schädelkapsel und dem Tuberculum articulare gegeben, das bei der Masseterkontraktion seinen Gegendruck im sich anstemmenden Gelenkkopf des Unterkiefers findet. So wird sich

der Druck in stärkerem Grade auf das vordere Widerlager übertragen müssen, und ferner dadurch verstärkt werden, dass ein Grossteil der Masseterfasern gerade am vorderen Teil des Joch-

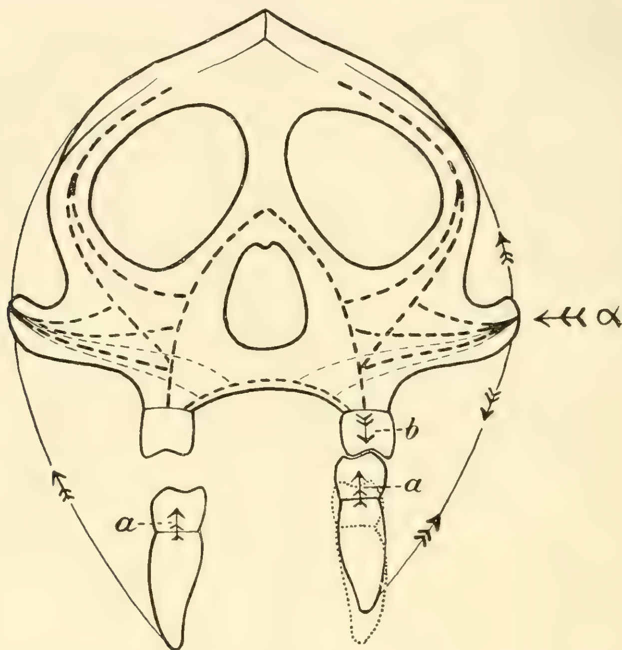


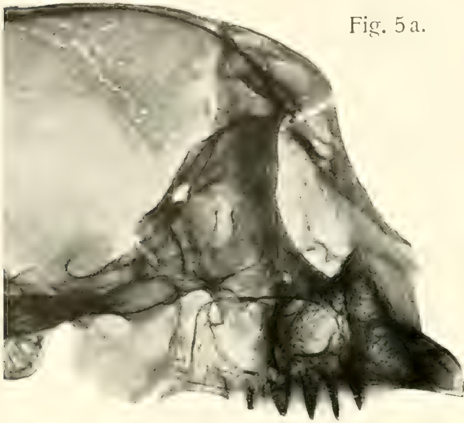
Fig. 1.
Schema der Entstehung des sog. Jochbogendruckes bei der Zusammenziehung des M. masseter.
Aus Bluntschli „Zur Phylogenie des Gebisses der Primaten mit Ausblicken auf jenes der Säugetiere überhaupt“. p. 363.

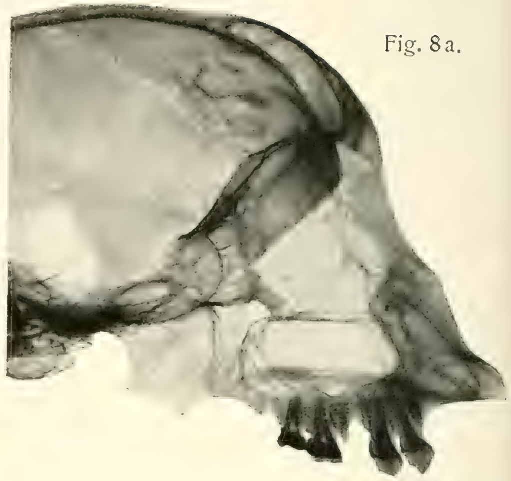
bogengewölbes angreift.“ Es folgt eine eingehende Schilderung der vorderen Jochbogeneinstrahlung, der wichtigen Knochenaussparung der Oberkieferhöhle, wie sie uns auch Goerke in ähnlicher Weise schildert, und des Mechanismus des maxillo-nasalen resp. -palatinalen Strebepfeilersystems. Durch ein Zusammenstossen der Druckübertragung in der Mediane halten sich die beiden Seiten gewissermassen die Stange. Der Hauptdruck macht sich daher geltend auf die Knochenringe

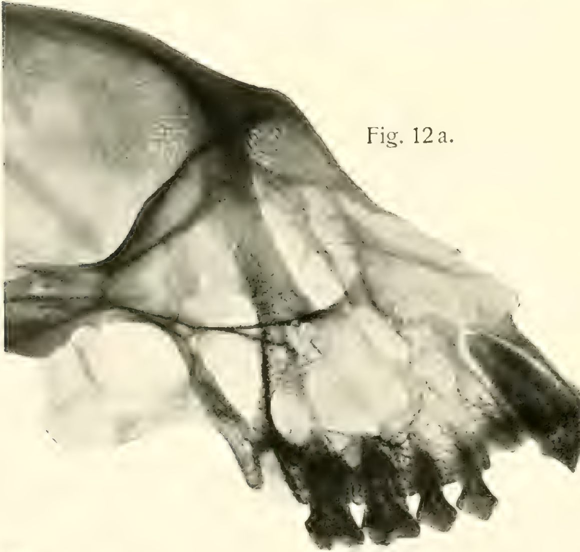
der Zahnalveolen, in denen die Zähne ja sozusagen aufgehängt sind. Mit anderen Worten: es muss ein senkrecht nach unten wirkender Druck in den Oberkieferzähnen entstehen, entgegengesetzt gerichtet dem der andrängenden Unterkieferzähne. „So entsteht durch die Wirkung des Masseters Druck und Gegendruck gleichzeitig in beiden Postcaninenzahnreihen, die Nahrung aber wird zwischen denselben zermalmt. Das feste Kauen ist also etwas ganz anderes als das einfache Heranziehen des Unterkiefers, ist nicht ein Schnappen, sondern ein Zermalmen und wird nicht durch den Temporalis, sondern im wesentlichen durch den Masseter gewährleistet.“ Das von Loos histologisch bearbeitete „Längerwerden“ der Zähne bei fehlenden Antagonisten beruht auf einem Umbau der Knochenwandung, entsprechend den strukturellen Änderungen der Knochensubstanz, unter abnormen Verhältnissen überhaupt. Denn solange noch ein eigentliches Kauen möglich ist, macht sich der durch die Masseterwirkung verursachte Druck auch dann noch geltend, wenn einzelne Antagonisten fehlen. Vergleichend-anatomisch gelingt es Bluntschli festzustellen, dass überall, wo der Kaumechanismus ein Zermalmen ist, d. h. bei „vorwiegend orthaler Kieferbewegung, die grössten Oberkieferzähne dort sitzen, wo sich der vordere Jochbogendruck am stärksten geltend macht“. Wichtig ist, dass immer nur molariforme Zähne unter dem direkten Jochbogendruck stehen und sich der grösste Zahn immer an der Stelle findet, wo jeweils der ausgeprägteste Jochbogendruck sich geltend macht. So steht die Formgestalt und Grösse einzelner Zähne im engsten Zusammenhang mit ihren Leistungen, ja es ist ein Zusammenhang zwischen der Erwerbung der komplizierteren Zahnformen der Säugetiere mit dem Besitz eines muskularisierten Jochbogens nicht zu verkennen. Bluntschli schliesst daran die Bemerkung, dass die grösste physikalische Inanspruchnahme jeweils im Funktionsgebiet desjenigen Zahnes liegt, der am meisten dem molariformen Charakter

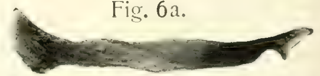
entspricht. Demzufolge muss im Laufe der Entwickelung, in Verbindung mit dem Zahnwechsel eine Verschiebung der Stelle maximalster Kauleistung eintreten. Da nun im Milchgebiss stets der hinterste Zahn (und bei vielen Formen auch der vorletzte) molariformen Charakter zeigt und tatsächlich eine Zeitlang unter der Wirkung des Jochbogendruckes steht, nachher aber dieser entzogen wird, kommt Bluntschli zur Feststellung, dass der Ersatz molariformer Zähne im Zahnwechsel durch nicht mehr molarenartige Dauerzähne mit jener Entlastung zusammenhängt und dass nur Zähne gewechselt werden können, die nicht oder nicht mehr unter der Druckwirkung des Jochbogens stehen. So findet man die Erklärung der Verschiebung der postcaninen Zahnreihe gegenüber dem vorderen Jochbogenwiderlager.

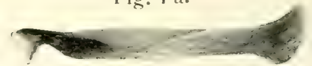
Nachdem ich im vorigen eine ausführliche Übersicht der mir bekannt gewordenen anatomischen Literatur über das vorliegende Thema zu geben versuchte, möchte ich an dieser Stelle einen ganz kurzen Hinweis auf die wichtige praktische Seite der Betrachtung dieser Verhältnisse für uns Zahnärzte nicht unterlassen. Guido Fischer gibt in seinem Lehrbuch, ohne jedoch genauer auf die Knochenstrukturen der inneren Kieferarchitektur einzugehen, seiner Überzeugung dahin Ausdruck, „dass gerade im Kieferapparat das strenge Abhängigkeitsverhältnis zwischen Struktur und Funktion mit besonderer Klarheit zum Ausdruck gebracht ist und in anschaulicher Weise verkörpert wird. Ja, wir können oft allein aus der Betrachtung des Gebisses sichere Schlüsse ziehen auf die Nahrungsaufnahme eines Tieres, mit anderen Worten, wichtige biologische Merkmale erkennen, die ohne Hilfe des Kieferskelettes nicht ersichtlich sind.“ Und übergehend auf die ausgedehnten, nur in bestimmter Zeitdauer zustande kommenden An- und Abbauzustände bei Dehnung des Oberkiefers z. B., fährt er fort: „Für die Lehre der funktionellen Entwickelung

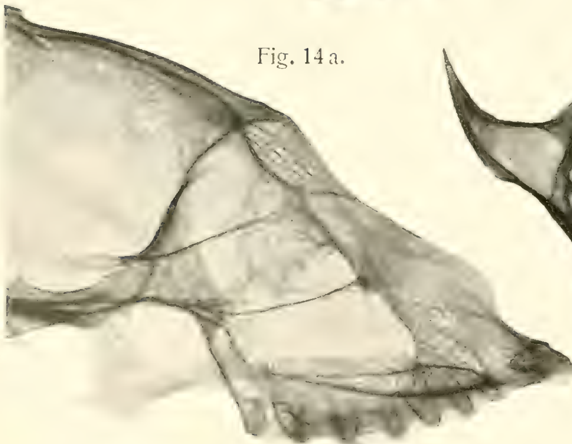

Fig. 5 a.


Fig. 8 a.


Fig. 12 a.


Fig. 6 a.


Fig. 7 a.


Fig. 14 a.

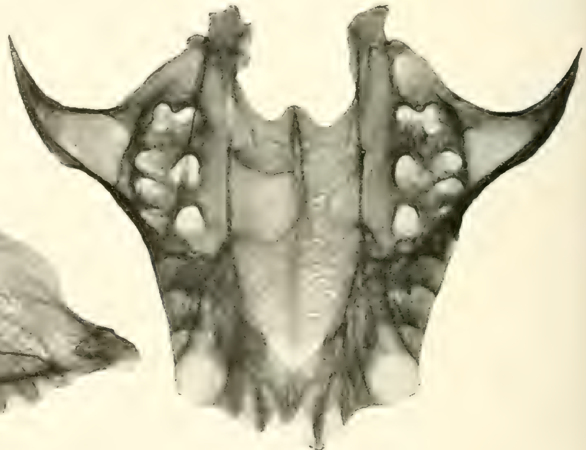
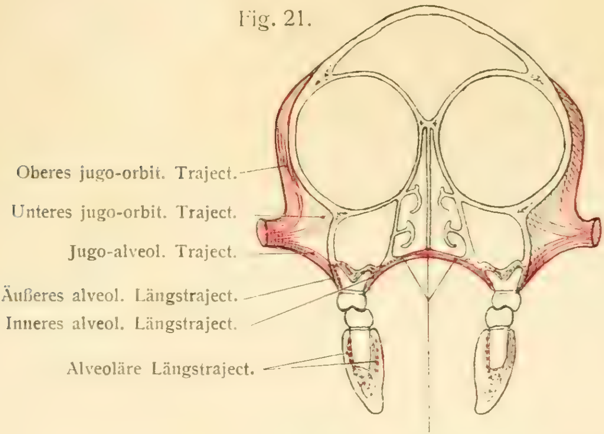

Fig. 15 a.

Fig. 17a.

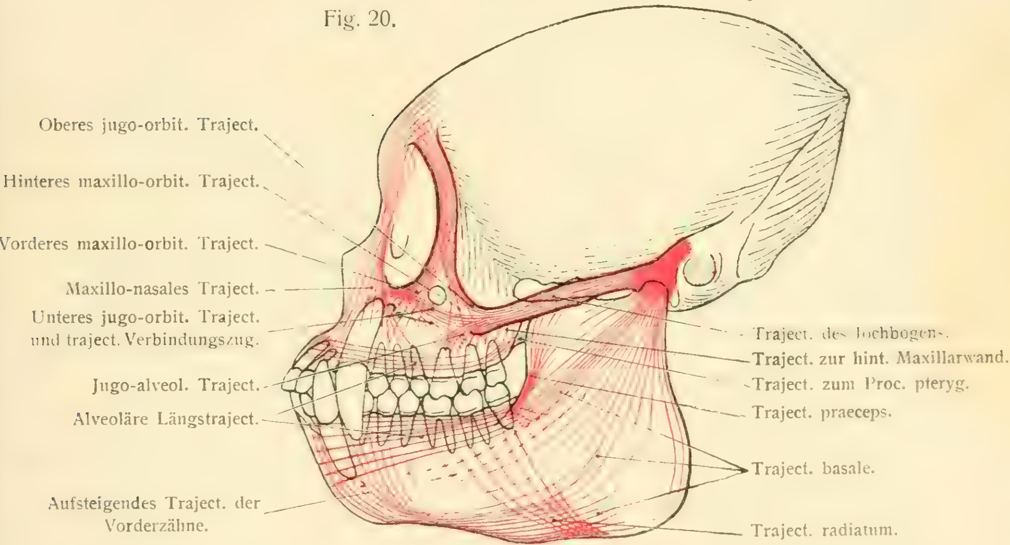


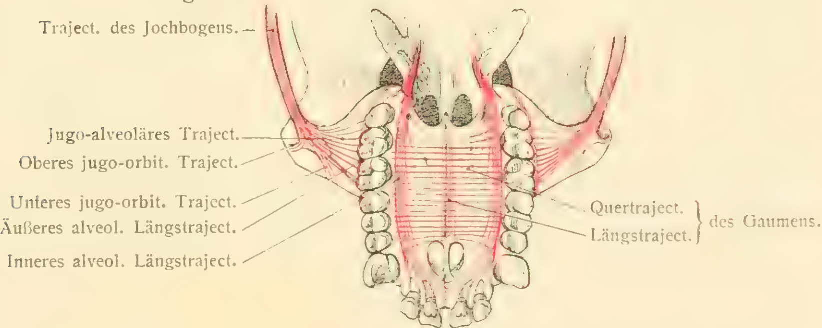
Fig. 19a.





Quer- und Längstrajectorien des Gaumens.





der Gewebsstrukturen bietet der feinere Bau des Kiefergerüstes wertvolle Beweise, und es ist namentlich für uns Zahnärzte von höchstem Interesse, näheres hierüber zu erfahren, ganz besonders auch deshalb, weil jeder, der sich mit unserem jüngsten Wissenszweig, der Orthodontie, befassen will, ohne Kenntnis auf jenem Gebiet ziel- und planlos handeln müsste."

2. Untersuchungen.

Ich habe im obigen gezeigt, wie durch die Aufwerfung der Fragestellung nach den Beziehungen zwischen Gebiss und Jochbogen durch H. Bluntschli sich eine neue Betrachtungsweise für das Gebissproblem ergeben hat. Genannter Autor betont dabei in seinen Veröffentlichungen, dass es sich für ihn zunächst um eine hypothetische Anschauung handle, die sich zwar auf eine Reihe aufgedeckter Tatsachen stütze und ihm als logische Folgerung aus denselben erscheine, die aber im einzelnen noch der Nachprüfung und des Ausbaues durch Vermittlung weiterer tatsächlicher Feststellungen bedürfe.

Diese Aufgabe soweit als möglich zu erfüllen, wurde mir von Prof. Bluntschli ein reiches Schädelmaterial von Affen der neuen Welt zur Verfügung gestellt, welches teils der Sammlung von Prof. Dr. Goeldi (†) in Bern, teils den von Professor Bluntschli im nördlichen Südamerika selbst gesammelten Objekten entstammt. Ich habe mich strenge bemüht, ohne vorgefasste Meinung die Objekte rein auf die tatsächlichen Befunde zu studieren und werde erst im Anschluss an die Darlegung derselben die Bedeutung der Ergebnisse für jene mechanistische Auffassung ventilieren.

Die Methodik der Untersuchung bestand in einer zweifachen. Erstens wurden bestimmte Schädel rein anatomisch auf das Verhalten der Beziehungen zwischen Zahnstellung und

Schädelkonstruktion studiert. Dabei wurden reichlich Schnitte zu Rate gezogen, die in Frontal- resp. Horizontalebenen (an in Paraffin eingebetteten Schädeln, welche mit einer feinen Säge in regelmässigen Abständen zerlegt wurden) angelegt waren. So wurde es möglich festzustellen, welche Schädelteile von massiverer Konstruktion als Strebepfeiler und Stützbalken bedeutsam sein können und welche durch ihre schwache Ausbildung als von minderer Stützfestigkeit erachtet werden müssen. Zweitens, und dies sogar hauptsächlich, zog ich die Untersuchung mit Röntgenstrahlen herbei. Sie lieferte mir sehr klare und schöne Resultate, wie im einzelnen noch zu zeigen sein wird. Aber ich betone ausdrücklich, dass dies nur deshalb möglich wurde, weil bei ihrer Anwendung eine Reihe wichtiger Kautelen erfüllt worden sind, die angewendet werden müssen, sofern nicht die Methode der Röntgendurchleuchtung zu Trugschlüssen führen soll. Wenn eine so zusammengesetzte Bildung, wie sie ein Schädel mit seinen Höhlen und Gruben, pneumatischen Kammern und Kanälen darstellt, im Röntgenbild auf trajektorielle Strukturen untersucht werden soll, dann ist bei der Beurteilung der Bilder grösste Vorsicht am Platze. Nur auf Umwegen kann ein volles Verständnis der Schattenlinien gewonnen werden. Man darf ja nicht vergessen, dass eine Schattenlinie durchaus nicht unter allen Umständen auf eine trajektorielle Verstärkungsleiste zu beziehen sein muss, dass vielmehr am Schädel, wo ja knöcherne Platten eine sehr grosse Rolle spielen, überall auch dort Schattenstreifen entstehen müssen, wo eine Knochenplatte nicht senkrecht von den Lichtstrahlen durchdrungen wird, sondern selber in der Einfallsebene der Strahlen liegt. Und wo sie schräg gestellt sein wird oder wo sie gekrümmt verläuft, werden je nach dem im Einzelnen hellere und dunklere Stellen und Linien miteinander abwechseln können. Diese Erscheinungen können in ihrer strukturellen Bedeutung nur durch sorgfältigste Analyse

richtig eingeschätzt werden. Um völlige Klarheit zu erreichen, habe ich auf Prof. Bluntschlis Rat den Weg gewählt, verschiedene Schädel ein und derselben Tierform in genau gleicher Orientierung und Durchleuchtung aufzunehmen, bei denen in zielbewusster Weise bald diese, bald jene Knochenwand vorher abgetragen worden war. Aus der Synthese der so gewonnenen Einzelbilder lässt sich mit Sicherheit jede Schattenlinie auf ganz bestimmte strukturelle Gebilde in der Wand des Schädels beziehen und wird jede Täuschung über die Lage gewisser Schattenlinien (Trajektorien) ausgeschlossen, und mit der genauen Feststellung derselben auch das Erkennen ihrer funktionellen Bedeutung erleichtert.

Meist geschah diese röntgenologische Analyse in der Weise, dass zunächst ein in der Medianebene halbierter Schädel durchleuchtet wurde. Bei einem zweiten von derselben Tierart (soweit möglich unter Beachtung gleicher Grösse und gleichen Geschlechtes) ward die seitliche Nasenhöhlenwand mit den anhängenden Muscheln entfernt und wieder eine Aufnahme gemacht; bei einem dritten ward die seitliche Kieferwand mit dem Jochbogen abgetragen [1]). So bekam ich korrespondierende und sich ergänzende Bilder, die völlig ausreichten, um Klarheit zu gewinnen. Zu weiterer Klärung dienten Aufnahmen in senkrechter Richtung durch den knöchernen Gaumen und durch den an seinen beiden Einpflanzungsstellen abgetragenen und nun flach auf die Röntgenplatte aufgelegten Jochbogen.

Die Befunde dieser Untersuchungen will ich im folgenden in der Weise wiedergeben, dass ich zunächst eine Tierform, nämlich die Affenart Cebus macrocephalus, genau zur Darstellung bringe und dabei eine gründliche Analyse bis in alle Einzelheiten gebe, während nachfolgend für andere Affenarten nicht mehr Einzelbeschreibungen, sondern nur eine Hervorhebung des Abweichenden angeschlossen werden sollen.

---

[1]) In einzelnen Fällen ist auch ein und dasselbe Objekt in dieser Weise mehrmals aufgenommen worden.

Ich darf aber bemerken, dass auch diese letzteren Fälle ebenso gründliches Studium im einzelnen erfuhren wie die Cebus betreffenden, und dass die abgekürzte Darstellungsart nur geschieht, um weitläufige Wiederholungen zu ersparen.

1. Die Befunde bei Cebus macrocephalus.

Das Genus Cebus gehört unter den Affen der neuen Welt zu den Formen, die einen relativ grossen langen Gehirnschädel und eine relativ kurz entfaltete Zahnreihe besitzen. Es hat grosse, weit vorragende Eckzähne, dagegen sind die Mahlzähne nur von mässiger Grösse und speziell die letzten Molaren im Oberkiefer schon erheblich gegenüber ihren Nachbarn reduziert. Der Jochbogen ist schlank, er springt lateralwärts nur mässig vor, läuft von seiner hinteren Einpflanzungsstelle lateralwärts gewölbt zur vorderen, in die er allmählich, kräftig medialwärts einbiegend, ausstrahlt. Eine eigentliche Knickung zwischen der hinteren Wölbung (über die Schläfengrube) und der Einstrahlungskrümmung fehlt fast ganz oder ist höchstens eben angedeutet. Eine diese Verhältnisse klar beleuchtende Abbildung findet sich bei Bluntschli (1911, S. 371). Im Vergleich mit anderen platyrrhinen Affen (z. B. Mycetes) fällt der Zusammenhang zwischen der stark vorwärts gerichteten Entfaltung des Gehirns und der Kürze der Kiefer oder, mit anderen Worten, die relativ geringe Schnauzenentfaltung des Gesichtsschädels auf. Wie schon Bluntschli (1911, S. 126) erwähnt, ist beim erwachsenen Tier die Kaufläche des ersten oberen Molaren und damit dieser ganze Zahn deutlich grösser als bei M_2, und bei diesem wieder wesentlich grösser als bei dem relativ sehr kleinen dritten, obern Molaren. Diese relative Grösse aber ist nach ihm „nichts anderes als der Ausdruck ihrer funktionellen Bedeutung". Mit ihr in Zusammenhang steht die relativ weit nach vorne und unter starker Einbiegung nach medialwärts erfolgende Einpflanzung des Jochbogens. Sie

erfolgt mit ihrem Centrum auf den vorderen Kronenteil von M_1, strahlt aber auch rückbiegend auf M_2 aus und geht vorwärts auslaufend gegen die Prämolaren in die äussere Wand des Sinus maxillaris über. Im Milchgebiss, dessen Verhältnisse bei Bluntschli (1911) ebenfalls gestreift werden, sticht der massive Bau von md_3 [also dem Vorgänger des hintersten Prämolaren (P_3)] ins Auge (vgl. Textfig. 2), welcher durchaus molariform aufgebaut ist. Und offenbar wieder in Zusammenhang damit liegt hier die Jochbogeneinpflanzung an anderer

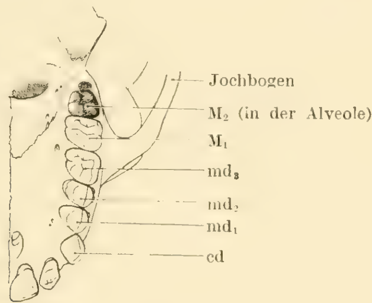
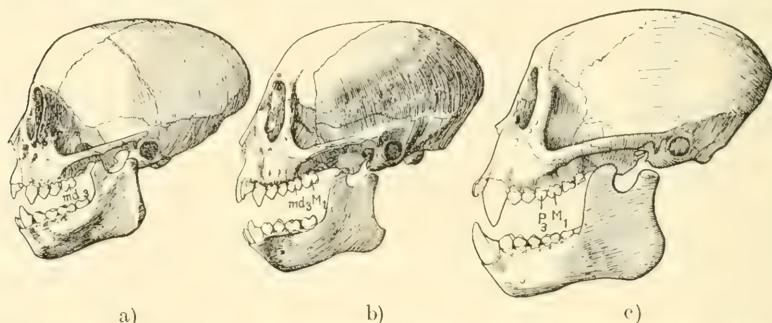


Fig. 2.
Oberkiefergebiss von Cebus libidinosus (Nr. 155 vgl. Textfigur 3 b) Kaufläche in natürlicher Grösse.

Stelle, nämlich weiter rostralwärts als beim erwachsenen Tier. Während des Zahnwechsels muss sie also eine Verlagerung erfahren und diese Verlagerung, die nach hinten zu stattfindet, muss mit einem Umbau der die postcaninen Oberkieferzähne aufnehmenden Knochensubstanz einhergehen. Diese Erscheinung, die ja auch vom Menschen längst bekannt ist, soll hier zunächst rein deskriptiv noch etwas genauer geschildert werden, da ich im späteren Verlauf meiner Untersuchungen auch dazu komme, diese Umgestaltungsvorgänge im Röntgenbild zu untersuchen und sich dabei Anhaltspunkte für die trajektorielle Bedeutung des Oberkieferbaues ergeben werden.

Drei Bilder von verschiedenen Altersstadien von Cebus libidinosus, die ich der Freundlichkeit von Prof. Bluntschli verdanke, deren Originalobjekte ich selbst eingesehen und studiert habe, sollen dabei das Wichtigste erläutern. Textfig. 3 zeigt in a ein Tier mit reinem Milchgebiss im Oberkiefer (im Unterkiefer ist schon der erste Dauermolar durchgebrochen); hier findet sich der Schwerpunkt der Jochbogeneinpflanzung über dem vorderen Kronenteil des dritten Milchmolaren (md_3).



a) Milchgebiss. Cebus spec. (Nr. 180 ♀). Der Jochbogen steht über dem vorderen Aussenhöcker von md_3, der typisch molariform ist.

b) Zahnwechsel. Cebus libidinosus (Nr. 155 ♀) [vgl. dazu Textfigur 2]. Der Jochbogen steht über dem hinteren Aussenhöcker von md_3.

c) Definitives Gebiss. Cebus. libidinosus (Nr. 152 ♂) Die Jochbogeneinpflanzung liegt über M_1.

Fig. 3.

Verschiebung der Jochbogeneinpflanzung im Laufe der Ontogenie bei Cebus

Abbildung 3 b ist von einem etwas älteren Tier, im Oberkiefer stehen noch die Milchcaninen und die drei Milchmolaren (die mittleren Schneidezähne sind gewechselt, die seitlichen eben im Durchbruch begriffen), ausserdem ist der erste Dauermolar durchgebrochen, der zweite noch vor dem Durchbruch. Das Centrum der Jochbogeneinstrahlung hat sich auf den hinteren Kronenteil von md_3 verlagert (vergleiche auch Textfig. 2, die dasselbe Objekt in anderer Ansicht betrifft wie Fig. 3 b). Endlich gibt Abbildung 3 c ein ausgewachsenes Exemplar wieder, wo die Jochbogenausstrahlung über M_1 sitzt.

Hier hat sich also während des Zahnwechsels die Jochbogeneinpflanzung bei Cebus libidinosus um eine volle Zahnlänge verschoben. Wohl auf Grund solcher Beobachtungen kam Bluntschli zu dem Schluss: „Immer stehen nur molariforme Zähne unter dem direkten Jochbogendruck, und immer findet sich der grösste Zahn direkt unter der Stelle, wo der ausgeprägteste Jochbogendruck sich geltend macht." Dem entspricht ja auch die Tatsache, dass bei Cebus libidinosus nur md_3, nicht aber md_1 und md_2 eine molariforme Krone aufweist.

Meine Röntgenuntersuchungen an Cebus (sie beziehen sich auf die Species macrocephalus), die ich in der Folge in ihren Ergebnissen mitteilen werde, bedürfen zum vollen Verständnis einer Reihe anatomischer Vorbemerkungen. Dieselben lassen sich am besten derart geben, dass ich jeweils eine Schilderung der Formverhältnisse der geröntgeten Objekte der Beschreibung der Röntgenbilder selber vorausschicke, wobei da und dort etwas weitergreifend auf Beobachtungen hingewiesen wird, die entweder die Variabilität der Einzelbeobachtungen an verschiedenen Exemplaren betreffen, oder auch — um eine zweckmässige Nomenklatur schaffen zu können — schon von einzelnen Verhältnissen anderer Tierformen, deren Beschreibung im übrigen erst nachgestellt werden soll, handeln.

1. Objekt (Cebus macrocephalus A 32; Objekt für die Figuren 5—7 und 5a—7a). Rechte Schädelhälfte. An ihr sind zwei Eingriffe vorgenommen. Erstens ist der Jochbogen durch einen der Medianebene parallelen Sägeschnitt abgetragen. Derselbe ist so geführt, dass die vordere Jochbogeneinstrahlung erhalten blieb, der Schnitt trifft daher die Sutura zygomaticamaxillaris etwa in der Mitte der Schnittfläche. Die hintere Abtragungsstelle trifft die Crista supramastoidea, den Processus retroglenoidalis und den äussersten Teil des nur ganz leicht wulstig gestalteten Tuberculum articulare. Von diesen Gebilden sind daher auch am isolierten Jochbogen, der im Röntgenbild

(Figuren 6, 6a, 7, 7a) wiedergegeben ist, die lateralsten Teile nachweisbar. Ferner ist an der nasalen Seite eine starke Abtragung von Knochensubstanz erfolgt. Sie betrifft nicht nur die Nasenscheidewand und den Muschelapparat, sondern auch die ganze mediale Sinuswand und die Gaumenplatte. Der Alveolarteil des Oberkiefers und die gesamten Augenhöhlenwände sind aber erhalten.

Die faciale Fläche dieses Knochenpräparates zeigt folgende Verhältnisse: Die Jochbogeneinstrahlung pflanzt sich mit einer deutlichen, kegelartigen Vorwölbung, die gleichzeitig Knochenverstärkung ist, in den Oberkiefer ein. Dieser Knochenwulst ist das, was Walkhoff und Goerke Crista alveolo-zygomatica nennen. Er verläuft von der Jochbogeneinpflanzung ausstrahlend gegen die Molarenwurzeln, besonders nach dem senkrecht unter ihm liegenden M_1. Im vorderen Teil des Oberkieferapparates treffen wir auch eine ähnliche Knochenwulstung; sie entspricht der Wölbung der Caninuswurzel und über ihr liegt die verstärkte Knochenpartie, welche Goerke Crista canina nennt. Sie läuft in die Wulstung des unteren Augenhöhlenrandes und in die Knochensubstanz des seitlichen Nasenrückens, der auch von den Incisivenwurzeln her Verstärkungen in sich aufnimmt, aus.

Von unten betrachtet zeigt sich die Stelle der Einstrahlung des Jochbogens über der vorderen buccalen Wurzel von M_1. Doch dürfen wir dabei nicht ausser acht lassen, dass daneben in sanfter Biegung auch eine Knocheneinstrahlung sowohl gegen die vorderen Backenzähne (Prämolaren) als auch nach dem hinter der Hauptstelle des Einstrahlungskegels gelegenen Teil des Oberkieferkörpers stattfindet.

Bei der Innenansicht liegt die Oberkieferhöhle mit all ihren Ausbuchtungen breit eröffnet vor uns. Dabei fällt uns auf, dass die Wurzeln der postcaninen Zähne zu hohen Vorwölbungen des Antrumbodens führen. Das Maximum dieser

Emporragungen kommt durch die Wurzeln des P_3 und des M_1 zustande. Ein weiteres kommt hinzu. Gerade von der Stelle aus, wo die Alveolenwände der beiden eben genannten Zähne sich vereinigen, steigt, die faciale Sinuswand gleichsam versteifend, an ihr eine feste Knochenleiste empor in der Richtung nach dem Augenhöhlenboden zu. Ich spreche von dieser, von Zuckerkandl auch beim Menschen gesehenen Knochenleiste, als dem „Hauptpfeiler" der im Sinus aufsteigenden Verstärkungsleisten. Er teilt die Oberkieferhöhle in eine hintere grosse und eine vordere kleine Bucht, welch letztere eine annähernd kugelige Form zeigt, während die erstere mehr würfelförmig erscheint. Dem Hauptpfeiler im Sinusinnern entspricht an der facialen Oberkieferwand die Knochenverstärkung, die wir Crista alveolo-zygomatica nennen.

Aber auch an der vorderen und hinteren Sinusaussenwand, wie auch im Sinusboden, stossen wir auf Leistenbildungen. So finden wir in der lateralen Wand, vor und hinter dem Hauptpfeiler gelegen, weitere Systeme von Knochenleisten, die ihm parallel verlaufen. Es sind die bei anderen Exemplaren an Zahl, Ausdehnung und Aufteilung nicht unbedeutend variierenden „vorderen und hinteren Nebenpfeiler".

Die Verhältnisse des Antrumbodens sind leichter als aus unserem Objekt 1 aus dem

2. Objekt (Cebus macrocephalus A 36) zu entnehmen. Es diente als Grundlage für das Röntgenbild der Textfigur 9. Seine Formverhältnisse in der Ansicht von oben zeigt Textfig. 4. An diesem Präparat hat ein annähernder Horizontalschnitt, der vorn kurz oberhalb des Unterrandes der Apertura pirifomis beginnt und nach hinten gegen die Centren der Pori acustici externi geführt ist, das ganze Mundhöhlendach mit den Jochbogeneinpflanzungen abgetrennt. Sämtliche Zahnalveolen ausser jener der Eckzähne liegen in ihrer ganzen Länge in dem Präparat, nur die Eckzahnalveolen sind durchschnitten. Die Kiefer-

höhlen werden etwas über der Mitte ihrer Höhe von der Schnittebene zerlegt. Die sehr ausgeprägten Leistenbildungen am Antrumboden bestehen zunächst aus longitudinalen Bildungen. Sie sind auf die Prominenzen der Mahlzahnwurzeln (zum Teil auch der Prämolaren) zurückzuführen und müssen demnach mit den Zahnwurzeln selber in engem Zusammenhang stehen. Wir unterscheiden sie, die in jeder der beiden Kieferhöhlen annähernd in der Horizontalebene und longitudinal verlaufen,

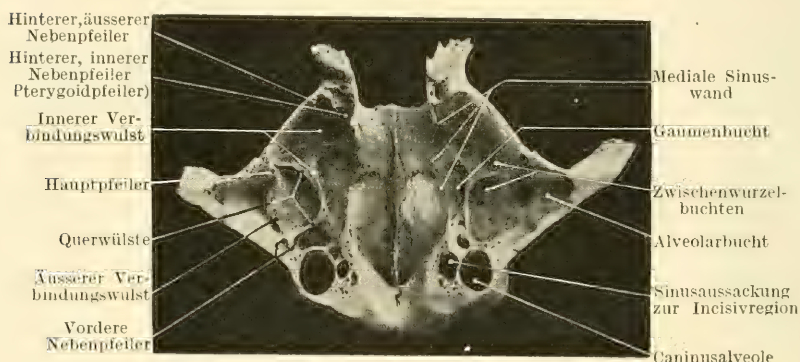


Fig. 4.
Gaumen und Kieferhöhlenboden von oben.
(Cebus macrocephalus A 36.) ¾ nat. Gr.

als „V e r b i n d u n g s w ü l s t e“ von anderen kürzeren, quer zu ihnen liegenden „Querwülsten“. Die Verbindungswülste wiederum lassen eine Einteilung in zwei Hauptstränge zu: einen über die buccalen (lateralen) Wurzeln ziehenden „ä u s s e r e n V e r b i n d u n g s w u l s t“ und einen über den palatinalen (medialen) Wurzeln „i n n e r e n V e r b i n d u n g s - w u l s t“. Die sie kreuzenden oben erwähnten Querwülste stellen nicht nur Verbindungen zwischen dem inneren und äusseren Verbindungswulst her, sondern streben auch, direkt oder indirekt, als kleine Knochengräte den verschiedenen Pfeilern in der lateralen Sinuswand zu.

Die geschilderten Bildungen der Pfeiler und Wülste führen uns zu folgendem System der reichen Buchtengliederung des Antrumbodens. Zwischen dem äusseren Verbindungswulst und der lateralen (facialen) Oberkieferwand liegt die „Alveolarbucht“, die tief in das Gebiet der Jochbogeneinstrahlung einragt und deren talartiger Grund genau der Crista alveolo-zygomatica an der facialen Fläche der Maxilla entspricht. Die mediale Knochenwand des Antrums und der innere Verbindungswulst grenzen eine „Gaumenbucht“ ab. Von ihr aus gelangen, an Grösse und Zahl bei anderen Exemplaren recht verschieden, sog. „Gaumenaussakkungen“ in das Gebiet des harten Gaumens. Sie reichen an unserem Objekt bis zur Mittellinie hin, wie das Röntgenbild Textfigur 9 zeigt. Schliesslich sind noch die zwischen dem äusseren und inneren Verbindungswulst liegenden „Interradikal- oder Zwischenwurzelbuchten“ zu erkennen, die durch die Querwülste in weitere Unterabteilungen getrennt werden.

3. Objekt (Cebus macrocephalus A 35; von dem die Röntgenaufnahme Fig. 8a und die Textfig. 8), linke Schädelhälfte. Um im später zu besprechenden Röntgenbild jede Überdeckung durch die faciale Oberkieferwand und die Jochbogeneinstrahlung auszuschalten, entfernte ich hier alle beide, und zwar mitsamt dem Jochbogen selber. Der Sägeschnitt verläuft ungefähr parallel zur Medianebene und legt den Sinus übersichtlich von aussen frei. Er beginnt kurz seitlich vom Foramen infraorbitale, eröffnet die buccalen Wurzelalveolen von P_2, P_3 und M_1, während die entsprechenden Alveolen von P_1, M_2 und M_3 uneröffnet bleiben. Der Orbitalboden (Sinusdach) wird nur wenig lateral von seiner tiefsten Stelle longitudinal getroffen. Im hinteren Teil greift der Schnitt auf den die Fissura orbitalis inferior begrenzenden Teil des Jochbeins über und trifft dann einen zweiten Sägeschnitt, der etwa in der Höhe des Ober-

randes der Fossa lacrimalis etwas geneigt gegen die Ala magna des Keilbeins durch die seitliche Orbitalwand geführt ist und deren unteren Teil entfernt. An der nasalen Oberfläche wurden auch bei diesem Objekt die Nasenscheidewand und der Apparat der Nasenmuscheln abpräpariert.

An der so vorbereiteten Schädelhälfte geben sich bei schrägem Einblick in den Sinus von aussen und oben von den Leistenbildungen der Oberkieferhöhle folgende Einzelbildungen zu erkennen: 1. Ein kräftiger, in der Vorderwand des Sinus gelegener und zur Nasenregion steigender Knochentrakt, dem der mediale Schenkel des vorderen Nebenpfeilers vom äusseren Verbindungswulst aufsteigend leistenartig aufsitzt. Er liegt dabei nach hinten von der vom Schnitt nicht eröffneten Caninusalveole. 2. Ein deutlicher Verbindungswulst mit hügeligen Erhebungen, welcher den palatinalen Wurzeln der postcaninen Zähne entspricht und vorne ebenfalls, aber flacher in jenen eben erwähnten Nebenpfeiler ausläuft, während er nach hinten sich in eine wenig prominente Leiste fortsetzt, die vom Sinusboden langsam am medialen Rand der Sinusrückwand aufsteigt und etwa in Höhe der Mitte von letzterer schwächer wird. Hier tritt von hinten die schmale Pars perpendicularis des Gaumenbeins an die Sinusrückwand, den Boden der Fossa pterygo-palatina bildend. Dicht dahinter liegt der Flügelfortsatz. Bei Betrachtung des Objekts gegen das helle Fenster ist ganz deutlich zu erkennen, wie ein Teil jenes stärkeren Knochenzuges, der vom inneren Verbindungswulst sich erhebt, durch das Gaumenbein in die Wurzel des Flügelfortsatzes Fortsetzung findet. Darum sei dieser Knochentrakt „Pterygoidpfeiler“ genannt. Er ist auch in Textfig. 4 sichtbar. Ein anderer schwächerer Schenkel unserer Leiste lässt sich auch oberhalb der Mitte der Sinusrückwand erkennen. Er strahlt (nach vorn und lateral vom Foramen sphenopalatinum) in den hinteren Teil des Sinusdaches (Orbitalboden) ein. 3. Ein äusserer Ver-

bindungswulst, der von unserer Schnittebene gerade getroffen ist. Der Hauptpfeiler, der laterale Teil des vorderen und der hinteren Nebenpfeiler sind durch den Sägeschnitt entfernt worden.

Die nasale Sinuswand weist die grosse, ungefähr ovale Öffnung des Hiatus maxlliaris und nach vorne und hinten davon nur dünne Knochenplatten auf. In der vorderen derselben mündet der Canalis naso-lacrimalis.

Was zeigen uns nun die Röntgenbilder?

Fig. 5 und 5a (letztere auf Taf. 1). (Röntgenbild unseres 1. Objektes, bei welchem, wie nochmals bemerkt, die ganze Aussenwand der Kieferhöhle erhalten, die Innenwand und der knöcherne Gaumen aber entfernt sind.) Eine annähernd senkrechte, schmale, dunkle Linie oberhalb des Alveolarseptums zwischen M_1 und P_3 ist die markanteste Erscheinung am Kieferteil. Zweifellos handelt es sich hier um unseren Hauptpfeiler. Rechts und links von ihr treffen wir auf einen deutlichen Schatten, der sicher dem stehengebliebenen Stumpf der vorderen Jochbogeneinstrahlung entspricht. Nach vorn und hinten von beiden erwähnten Verdichtungen können wir zwei ausgedehnte helle Flächen erkennen, und zwar zeigt die vordere eine rundliche, die hintere, die die grössere von beiden ist, eine mehr viereckige Form; es ist die Zweiteilung der Oberkieferhöhle durch das System des Hauptpfeilers.

Das Gebiet vor der vorderen Sinusausbuchtung wollen wir zuerst genauer ins Auge fassen. Es entspricht der Hauptsache nach jener von uns als Crista canina am Knochenbild unterschiedenen stärkeren Knochenbildung und zeigt nun im Röntgenbild eine Reihe feiner und bestimmt gerichteter Liniensysteme, die ich als trajektorielle Strukturen auffassen und in ihrer Gesamtheit als trajektorielles System der Crista canina bezeichnen möchte. Es ist durch zwei Hauptgruppen von Linien gekennzeichnet. Erstens lassen sich vom

Gebiet der Inzisivenalveolen, besonders aber von jenem der ausgedehnten Caninusalveole ganze Bündel von Zügen zur Seitenwand der knöchernen Nase und bis zum inneren Augenwinkel verfolgen. Sie beginnen an den von Walkhoff als Alveolarkörbe bezeichneten, eigentümlichen netzartigen Knochenstrukturen der Alveolarwände und endigen entweder an der Wurzel der Knochennase oder strahlen sogar durch diese in die Stirnregion oder den oberen Augenhöhlenrand aus. Auch

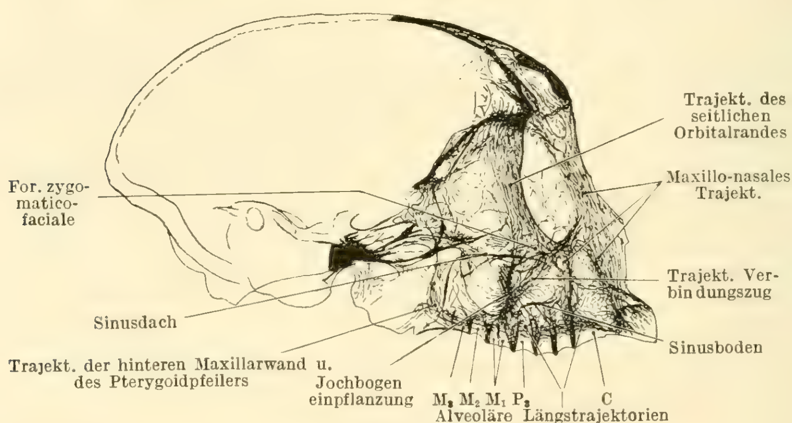


Fig. 5.

Rechte Schädelhälfte. Jochbogen abgesägt und einzeln geröntget (s. Fig. 6 u. 7). Einpflanzungsstelle aber erhalten. Gaumen, mediale Wand des Sinus maxillaris und Muschelapparat abgetragen. Äussere Fläche der Schädelhälfte auf Platte aufruhend.

Cebus macrocephalus (Nr. A 32).

von den Prämolarenalveolen (namentlich den vorderen) gesellen sich einzelne Züge bei, die offenbar in unserem oben geschilderten vorderen Nebenpfeiler der Kieferhöhlenwand verlaufen. Die Gesamtheit dieser beschriebenen trajektoriellen Züge möchte ich als ein maxillo-nasales Trajektorium benennen. Nun gibt es aber noch eine zweite Richtung, in der andere der Linien, die ersteren kreuzend, verlaufen. Ein Teil von ihnen kommt wieder von den Inzisiven-

alveolen, zahlreichere von der Caninusalveole und ein nicht unbeträchtlicher Teil aus dem vorderen Nebenpfeiler, also von den Alveolen des Prämolaren. Diese Züge sammeln sich gegen den Unterrand der Orbita und laufen in dem seitlichen Augenhöhlenrand aufsteigend weiter. Sie nehmen hier eine Lage in der Randzone der Orbitaöffnung ein und repräsentieren ein v o r d e r e s m a x i l l o - o r b i t a l e s T r a j e k t o r i u m des trajektoriellen Systems der Crista canina, erscheinen mir aber, im ganzen betrachtet, jenem maxillo-nasalen Trajektorium gegenüber von schwächerem Ausbildungsgrad.

Richten wir nun unser Augenmerk auf das Gebiet unseres Hauptpfeilers und der vorderen Jochbogeneinpflanzung, d. h. auf die markante dunkle Linie oberhalb des Alveolarseptums zwischen M_1 und P_3, und den nach vorn und hinten von ihr in Erscheinung tretenden Schatten. Dieses Gebiet liegt zwischen den beiden helleren Stellen der vorderen und hinteren, seitwärts gerichteten Ausbuchtungen der Kieferhöhle und ist eine zweite wichtige Stelle, mit der sich trajektorielle Strukturen in Verbindung finden. Da treffen wir zunächst vom Alveolarkorb des ersten Molaren, aber auch von den Körben des dritten (vielleicht auch zweiten) Prämolaren kommende Züge, die sich in unserem dunklen Hauptpfeiler sammeln, durch ihn zum seitlichen Teil des Orbitalbodens ziehen und sich dann in fächerartiger Ausbreitung in den lateralen Rand der Orbita fortsetzen. In ihm liegen sie grösstenteils im Anschluss nach hinten an die vorderen maxillo-orbitalen Züge und sind ihnen annähernd parallel. Unter dem Foramen zygomatico-faciale strahlen aber untere Züge des Fächers auch senkrecht gegen den freien Rand der Orbita aus. Dass wir dieses Trajektorium als h i n t e r e s m a x i l l o - o r b i t a l e s bezeichnen, ist ohne weiteres verständlich.

Aber auch hier kommen andere Zugrichtungen hinzu, die offenbar mit dem Jochbogen in Beziehung stehen, von dem

an unserem Objekt nur noch der Einpflanzungskegel erhalten ist. Es ist nun ratsam, unsere Fig. 5 a mit der Lupe genauer anzusehen. Da zeigt sich nach hinten von der dunklen Linie des Hauptpfeilers im oberen Teil eine Zone von zumeist absteigend verlaufenden Linien, während im unteren scheinbar plötzlich Züge beginnen, die leicht schräg aufsteigen, anscheinend vor den ersteren durchziehen und gegen den unteren Orbitalrand laufen. Beide Gruppen von Zügen kommen sicher aus dem Jochbogen; wie sie sich in diesem verhalten, zeigen unsere Figuren 6, 6 a und 7, 7 a, die den abgesägten Jochbogen desselben Objektes wiedergeben, worauf ich später genauer eingehe.

Die erste Gruppe verfolge ich nach unten zu in fächerartiger Ausbreitung zum Alveolargebiet, es ist ein Trajektorium jugo-alveolare. Mit Sicherheit sehe ich hinter dem Hauptpfeilerschatten absteigende Linien zur Alveole von M_1, namentlich nach dessen vorderer Wurzel, während von den Linien, die aus der Alveole der hinteren Wurzel desselben Zahnes und jener von M_2 gegen das Unterende des Hauptpfeilerschattens aufsteigend verfolgbar sind, mir nicht alle in den Hauptpfeiler einzutreten scheinen, sondern zum Teil ebenfalls dem Trajectorium jugo-alveolare zugehören dürften. Drittens glaube ich auch Züge von den Alveolen der zwei hinteren Prämolaren damit in Verbindung zu sehen, muss aber die endgültige Entscheidung offen lassen, ob sie nicht vielleicht zum trajectoriellen System des Hauptpfeilers (hinteres maxillo-orbitales Trajektorium) gehören. Recht wahrscheinlich erscheint es mir auch, dass mit diesem oberen Teil der Jochbogeneinpflanzung ein Teil der Züge, die wir vorher im seitlichen Orbitalrand fanden, in Verbindung steht, namentlich da in Fig. 6 und 7 ein solches Aufbiegen von Linien gegen den oberen Teil der vorderen Schnittstelle klar zu erkennen ist. Dann hätten wir darin ein Trajectorium jugo-orbitale superius gefunden.

Die untere Gruppe von Linien, die aus dem unteren Teil des der Schnittfläche durch die vordere Jochbogeneinpflanzung entsprechenden Schattens kommt, vermag ich deutlich über den Hauptpfeilerschatten weg in die Aussenwand der vorderen Ausbuchtung der Kieferhöhle und weiter zum unteren Orbitalrand zu verfolgen. Sie verläuft dabei nach oben vom Foramen infraorbitale zur unteren Medialecke der Orbitalbegrenzung und setzt sich vielleicht sogar gegen die Nase fort, indem sie Anschluss an unser maxillo-nasales Trajektorium gewinnt. So erkläre ich mir wenigstens einen Teil der dunklen Linien über dem Spitzengebiet der Caninusalveole unserer Fig. 5 und 5a. Es verbindet also dieses Trajektorium, das ich als Trajectorium jugo-orbitale inferius bezeichnen will, das Gebiet der Jochbogeneinstrahlung mit jenem der Crista canina. (Trajektorieller Verbindungszug.) Fraglich bleibt es mir, ob in diesem Verbindungszug wirklich nur vom Jochbogen kommende Linien enthalten sind, ob nicht vielmehr sich auch solche aus der Aussenwand der hinteren Aussackung der Kieferhöhle, d. h. dem Alveolargebiet der hinteren Molaren beigesellen.

Ausser den beiden trajektoriellen Systemen der Crista canina und der Jochbogeneinpflanzungsstelle gibt es nun aber noch längsverlaufende, im Alveolarteil gelegene trajektorielle Linien. Dass sie an unserem Objekt wirklich zum Alveolarteil und nicht zum Gaumen gehören, beweist die Tatsache, dass ja letzterer abgetragen ist. Sie sind besonders deutlich nahe der Alveolaröffnung des Eckzahns, liegen an den Prämolarenalveolen etwas höher, ebenso auch bei den Molaren, wo sie von der Alveole des zweiten an nach hinten divergieren. Ein Teil der Linien wird deutlich in den Pterygoidfortsatz verfolgbar und liegt in unserem Pterygoidpfeiler, ein anderer schwächerer biegt in die hintere Maxillarwand auf. Daraufhin stelle ich also ein System alveolärer Längstrajek-

torien auf und es wird später an anderen Objekten zu zeigen sein, dass es deren eigentlich zwei gibt, ein äusseres, das hinten mit der hinteren Maxillarwand (Gebiet des Tuber maxillare) in Verbindung steht, und ein inneres, das in den Pterygoidfortsatz ausläuft. Unser vorliegendes Objekt gestattet aber diese Trennung wegen der hierfür ungeeigneten Seitenansicht vorläufig noch nicht.

Fig. 6 und 7 (vgl. auch Fig. 6a und 7a auf Tafel 1). [Der zum 1. Objekt zugehörige Jochbogen isoliert und von medial resp. lateral durchleuchtet.]

Nachdem wir in obigen Ausführungen in der Stelle der

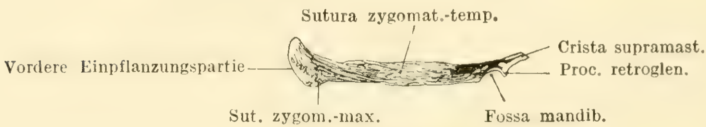


Fig. 6.



Fig. 7.
Abgesägter rechter Jochbogen einzeln aufgenommen.
Cebus macrocephalus (Nr. A 32).

Jochbogeneinpflanzung die Vereinigung der Strahlen der jugoalveolären und der oberen und unteren jugo-orbitalen trajektoriellen Systeme gefunden haben, möchte ich mit Hilfe der Röntgentechnik im abgetragenen Jochbogen selber die Fortsetzungen dieser Knochenzüge nachweisen. Betrachten wir uns die vordere Einpflanzungsstelle der Fig. 6 und 7, so erkennen wir deutlich einen strahlen- oder fächerförmigen Eintritt, ein Teil kommt von der Orbita her, der andere aus dem unteren Alveolargebiet in den Jochbogen. Diesen selber durchziehen sie, als annähernd parallel verlaufende, feine, dunkle Linien im Bild kenntlich, in der Längsrichtung, um gegen das

hintere Widerlager zu (Gegend des flachen Tuber maxillare) durch engstes Zusammenschliessen eine solche Verdichtung zu erfahren, dass einzelne Züge nicht mehr zu unterscheiden sind. Ob bei diesem Längsverlauf auch noch Torsionen mitspielen, kann nur eine stereoskopische Untersuchung verschiedener Teilpräparate herausfinden.

Fig. 8 und 8a. (Zum 3. Objekt, bei welchem, wie ich kurz wiederhole, zur Vermeidung von Überdeckungen die faciale

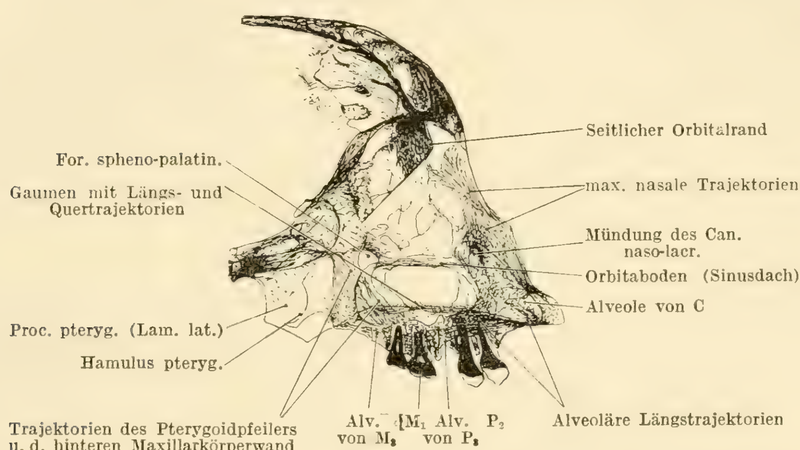


Fig. 8.

Linke Schädelhälfte. Aussenwand des Sinus maxillaris (mit Jochbogeneinpflanzung und unterem Teil der seitlichen Orbitalwand) abgetragen. Muschelapparat entfernt, mediale Sinuswand und Gaumen erhalten. Aussenfläche der Schädelhälfte der Platte aufruhend.
Cebus macrocephalus (A 35).

Oberkieferwand bis dicht an die Zahnreihe, und die Jochbogeneinstrahlung mitsamt dem Jochbogen selber, ferner die Nasenscheidewand und der Muschelapparat entfernt sind. Dagegen ist der Gaumen erhalten.)

Hier haben wir nur nach den trajektoriellen Bahnen zu forschen, die den übrig gebliebenen Verstärkungssystemen entsprechen. Als erstes wollen wir wiederum die Hauptzüge im Gebiet der Crista canina verfolgen. Ohne hierüber etwas

wesentlich Neues zu bieten, gibt uns das Durchleuchtungsbild Fig. 8 und 8a eine äusserst klare Übersicht über den intakten vorderen Teil des trajektoriellen Systems der Crista canina. Wiederum sehen wir aus den Alveolarkörben der Inzisivenwurzeln, ebenso aus der ausgedehnten Fläche der Caninusalveole und sehr deutlich ausgeprägt auch aus dem Gebiet der Alveolen der ersten Prämolaren kommende Züge, die in wechselnd dichten Bündeln nach der seitlichen Wand der knöchernen Nase streben. Es handelt sich um das oben geschilderte maxillo-nasale Trajektorium. Wir überblicken in seinem Endverlauf, wie seine Bahnen, eine ziemlich ausgedehnte Bucht der Stirnhöhle umschlingend, im Stirnbein eine Verdichtung erfahren.

Was das maxillo-orbitale Trajektorium anbelangt, so sind nur kleine Teile desselben zu sehen; es sind dies kurze Linien, die von den Inzisivenalveolen, der Caninusalveole und besonders auch den Wurzelfächern der beiden ersten Prämolaren herkommen. Des Sägeschnittes wegen fällt die Übersicht über ihren weiteren Verlauf fort, ebenso wie die über die Linien sowohl des Jochbogens und seines Einpflanzungskegels, als auch des Orbitalringes; einzig im stehengebliebenen Gebiet des seitlichen oberen Augenhöhlenrandes sehen wir eine dichte Ansammlung meist parallel verlaufender trajektorieller Linien der Schädelkapsel zustreben.

Unsere Hauptaufmerksamkeit richtet sich hier dem Verlauf der alveolären Längstrajektorien zu, der durch die Entfernung der facialen Oberkieferwand besonders übersichtlich geworden ist. So beobachten wir denn, wie diese Züge ihren Ursprung von der Verdichtung am freien Rande der Inzisivenalveolen nehmen, dann in der Wand der Caninusalveole verlaufen, um zu den Alveolarkörben der Prämolaren und schliesslich der Molaren zu gelangen. Wieder ist die Feststellung zu machen, dass sie im Gebiet der Inzisiven im

Limbus alveolaris liegen, im Gebiet der Prämolaren sich nahe dem Alveolargrund finden. Minder ausgeprägt ist das für ihre Fortsetzung im Gebiet der Molarenalveolen, wo sie sich eigentlich der ganzen Alveolarwand entsprechend verfolgen lassen. Wir sehen einen Teil der Linien in den Flügelfortsatz ausstrahlen; teils gelangen sie dabei zu dessen Wurzel, verlaufen also aufsteigend, teils in die Laminae und den Unterrand der Fossa pterygoidea; ja sogar im Hamulus sind feinste Linien zu sehen, die vielleicht (?) Fortsetzungen unserer alveolären Längszüge vorstellen. Der andere Teil, in einzelnen festen Strängen zu erkennen, zieht der Sinusrückwand entlang aufwärts, um entweder in den Augenhöhlenboden (Sinusdach) umzubiegen, oder aber um sich, hinter dem Foramen sphenopalatinum durch, jenen eben erwähnten Zügen zur Wurzel des Pterygoidfortsatzes anzuschliessen. Sie verlaufen in unseren früher beschriebenen Pterygoidpfeiler. So unterscheiden wir denn durch die Aufteilung des Stranges der alveolären Längstrajektorien bei dieser Seitenansicht ein System von Pterygoidtrajektorien von einem solchen der hinteren Maxillarkörperwandverstärkungen. Dass sie beide auch verschiedenen Ursprungs sind, lässt sich hier nicht im einzelnen erkennen, wird aber späterhin beim 2. Objekt (Fig. 9), also der Gaumenplattenansicht von oben, nachzuweisen sein.

Das Gaumendach selber ist beim 3. Objekt (Fig. 8 und 8a) intakt erhalten geblieben und sein Röntgenbild lässt uns ein ganzes Netzwerk trajektorieller Strukturen erkennen. Vor allem fallen Längstrajektorien ins Auge, die vom Anfang der Gaumendachschnittlinie an zu beobachten sind und das ganze Gaumendach durchziehen. Diese palatinalen Längstrajektorien, die teilweise wohl in der Gaumennaht verlaufen, deren hinterster Teil aber die Vermutung aufkommen lässt, dass von ihnen aus Verstärkungsbahnen in den Pterygoidpfeiler ge-

langen, sind durchkreuzt und gegeneinander verstrebt durch zahlreiche palatinale Quertrajektorien. Letztere lassen an einzelnen Stellen mehr oder weniger deutlich Verbindungen mit den Alveolarkörben erkennen, welche Beobachtung besonders für das Gebiet der beiden ersten Molaren zutrifft. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier teilweise wenigstens um trajektorielle Strukturen in den Querwülsten des Antrumbodens, von denen aus sich somit Trajektorien in das Gebiet des harten Gaumens fortpflanzen würden. Vollständige Klarheit über diese Verhältnisse kann uns nur eine

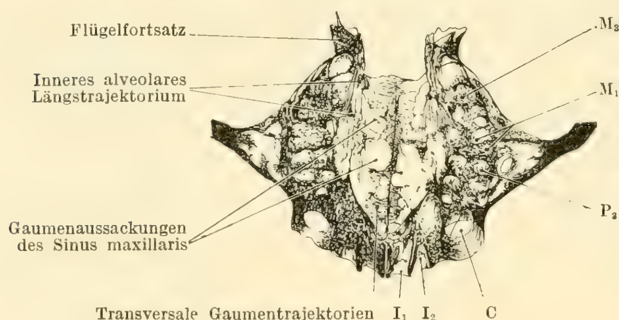


Fig 9.
Gaumen mit Jochbogeneinstrahlung und Flügelfortsätzen durch Horizontalschnitt abgesägt. Gaumenfläche der Platte aufruhend.
Cebus macrocephalus (A 36 ♂ Expl.).

Durchleuchtung der Gaumenplatte senkrecht von oben geben, wie dies bei Fig. 9 der Fall sein soll.

Fig. 9. (Zum 2. Objekt, die vom Gesichtsschädel horizontal abgesägte Gaumenplatte mit den Jochbogeneinstrahlungen und Flügelfortsätzen, vgl. Fig. 4.)

Vor allem fällt uns die von Walkhoff besonders erwähnte verdichtete Knochensubstanz der einzelnen Zahnalveolen auf, seine sog. Alveolarkörbe. Deutlich erkennen wir Verstrebungen der Alveolarwände untereinander. Wo aber finden wir nun Konzentrationsstellen unserer neuen trajektoriellen Linien?

Wenden wir uns in erster Linie wieder den Alveolen des Vorderkiefers zu. Da erkennen wir vor allem eine enge Verflechtung in den Knochensepten zwischen den einzelnen Zahnwurzeln. Und zwar ist dies nicht nur zwischen den Inzisiven ausgeprägt, sondern auch zwischen I_2 und C ist eine enge Verdichtung von Linien zu beobachten, ja der faciale Rand der festen Caninusalveole zeigt eine Stelle fast kompakter Knochensubstanz. Von der Wurzelspitze des I_1 nun zieht ein dichter Strang trajektorieller Linien nach hinten über die helle Fläche der Sinusalveolarbucht hinweg nach dem ebenfalls verstärkten palatinalen Rand der Prämolarenalveolen. Hier verbindet er sich mit Zuzügen, die der Caninusalveole entstammen. Wir verfolgen ohne Unterbrechung den Zusammenhang dieser verdichteten Linien über den palatinalen Wurzeln der Postcaninen. Es handelt sich hier meiner Meinung nach um die trajektoriellen Strukturen des inneren Verbindungswulstes im Antrumboden. Von ihm aus lassen sich, die Gaumenaussackungen des Sinus überbrückend, direkte Züge beobachten, die sich erst hinter dem letzten Molaren eng zusammenschliessen. Sie verlaufen zum grösseren Teil in den Flügelfortsatz hinein (Pterygoidpfeiler!), zum Teil biegen sie (weit hinter der Zahnreihe) in die hintere Wand des Maxillarkörpers ein.

Ein ähnlicher Zusammenschluss trajektorieller Linien zeigt sich am Alveolarrand der buccalen Wurzelalveolen der Postcanini. Es wäre dies ein dem äusseren Verbindungswulst entsprechendes trajektorielles System. Dass dieser Strang nach vorn zu mit der facialen Sinuswand (lateraler vorderer Nebenpfeiler), also der vorderen Wand des Einstrahlungskegels in engster Verbindung stehen muss, liegt auf der Hand. Betrachten wir die Verhältnisse des rückwärtsliegenden Teiles, so finde ich zwischen dem einwärtsliegenden Schatten, welcher der Schnittlinie der facialen Sinuswand ent-

spricht, und dem Schatten, der der grössten Ausbuchtung der Sinusaussenwand zugehört, ein feines Netzwerk langgestreckter Linienzüge. Es sind aber nur weniger dichte Linien als jene im vorderen Teil der facialen Oberkieferwand.

Zum Schluss folge noch eine kurze Schilderung eines strukturellen Bausystems, das uns die Röntgenaufnahme dieses Objektes im Gaumendach selber zeigt. Es handelt sich hier um querverlaufende Linien im Gaumendach, welche die beiderseitigen Alveolarfortsätze untereinander verbinden. Diese Züge nehmen ihren Ursprung aus den palatinalen Teilen der Zahnalveolen, durchkreuzen transversal das Gaumendach, um in der Mitte, sich dichter verflechtend, mit denen der anderen Seite zusammen zu treffen. Es bildet sich auf diese Weise zwischen den beiden Alveolarrändern des Gaumens ein neues Verstärkungssystem: ein trajektorielles alveolo-palatinales System. Gerade bei der Tierart Cebus ist sein Verlauf weniger übersichtlich, weshalb ich es eingehender bei dem entsprechenden Mycetesobjekt (Fig. 15, 15a) besprechen will. Der Verlauf der transversalen Gaumentrajektorien — sie entsprechen teilweise sicher Fortsetzungen der trajektoriellen Strukturen der Querwülste — ist nämlich in unserem Bilde (Fig. 9) an vielen Stellen unterbrochen, nämlich dort, wo in der Gaumenplatte Ausbuchtungen des Sinus liegen. Es handelt sich hier um die deutlich erkennbaren Gaumenaussackungen der Gaumenbucht, die bei Cebus besonders reichlich zu finden sind. Es ist möglich, dass das Fehlen trajektorieller Linien an diesen Stellen nur ein scheinbares ist, dass vielleicht das Einschalten einer Luftschicht zwischen die zwei dünnen Knochenplatten, die Boden und Dach der Aussackungen bilden, auf die durchfallenden Röntgenstrahlen eine Ablenkung ausübt, wodurch eventuell vorhandene Strukturen sich nicht manifestieren können. Bestimmteres kann ich aber nicht sagen.

Überblicken wir nochmals ganz kurz die bisher gewonnenen Resultate, so steht folgendes fest: 1. Die äusserlich erkennbaren Cristen und Wülste des Oberkiefers fallen zusammen mit trajektoriellen Liniensystemen in der Knochensubstanz. 2. Diese trajektoriellen Züge führen grösstenteils auf die sogen. Alveolarkörbe Walkhoffs zurück, resp. gehen von ihnen aus.

Die gefundenen trajektoriellen Linien selber lassen eine genaue Einordnung innehalten. Vor allem unterscheiden wir Höhen-, Längs- und Quertrajektorien.

Zu ersteren gehören:

A. Das trajektorielle System der Crista canina.

Wir unterscheiden

1. ein maxillo-nasales Trajektorium,
2. ein vorderes maxillo-orbitales Trajektorium.

B. Das trajektorielle System der Jochbogeneinstrahlung (faciale Oberkieferwand):

1. hinteres maxillo-orbitales Trajektorium.

Die eigentlichen Jochbogentrajektorien:

2. jugo-alveoläres Trajektorium,
3. unteres jugo-orbitales Trajektorium (mit trajektoriellem Verbindungszug),
4. oberes jugo-orbitales Trajektorium.

Von Längstrajektorien fanden wir:

A. die alveolären Längstrajektorien

1. des inneren Verbindungswulstes (sie gelangen in den Pterygoidpfeiler),
2. des äusseren Verbindungswulstes (gelangen in die hintere Maxillarkörperwand);

B. die Längstrajektorien des Gaumendaches.

Von Quertrajektorien fanden wir das transversal verlaufende Gaumendachsystem:

ein alveolo-palatinales Trajektorium.

Im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen handelte es sich nun darum festzustellen, ob die trajektoriellen Verhältnisse, die wir bei Cebus fanden, als allgemein gültige zu betrachten sind, oder ob andere Affenarten, deren Zahn- und Schädelbau von Cebus sich unterscheidet, uns andere Befunde zu erkennen geben. Zu diesem Zweck bespreche ich Durchleuchtungsbilder auch noch von Mycetes (Brüllaffe) und Lagothrix (Wollaffe), deren Schilderung hier nun folgen mag. Ich glaube nach der eingehenden Betrachtung der Cebusobjekte mich kürzer fassen zu dürfen, indem ich im folgenden hauptsächlich auf die ins Auge fallenden Unterschiedlichkeiten hinweise.

2. Die Befunde bei Mycetes auratus.

In dem Schädel dieser Tierart haben wir einen ganz anderen Typus vor uns als bei dem oben besprochenen Cebus. Die Schnauze ist langgestreckt und zeigt eine lang entfaltete Zahnreihe. Die stark gebogenen Eckzähne ragen weniger weit vor als bei Cebus, sind aber schärfer zugespitzt, wie denn überhaupt spitzere Zahnformen Mycetes eigen sind und den stumpfhöckerigen bei Cebus gegenüberstehen. Der sehr kräftige Jochbogen pflanzt sich, gleichzeitig von hinten und lateral in den Oberkiefer ein. Sein Einpflanzungskegel ist gedehnter als bei Cebus und reicht von M_1 bis M_3. Im Gegensatz zu Cebus ist die Molarenreihe nicht von vorne nach hinten an Grösse abnehmend gestaltet, sondern M_2 ist der kräftigste Zahn, M_1 nur wenig kleiner und M_3 etwas mehr reduziert. Dem entspricht die Lage des Jochbogeneinpflanzungskegels, dessen Centrum auf M_2 zuläuft. Im Vergleich mit Cebus fällt aber nicht nur diese Tatsache auf, sondern noch viel mehr findet die

lange Schnauze des Gesichtsskelets unsere Beachtung. Auch möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass am Mycetesschädel alle Cristen und Wülste viel kräftiger ausgeprägt sind als bei Cebus. Besonders betrifft das den vorderen Schnauzenteil. Damit können wir von vornherein eine starke Ausprägung trajektorieller Bahnen erwarten.

Was bei der Betrachtung des Schädels von lateral die einzelnen Systeme der Leisten anbetrifft, so wäre deren Schilderung im Grundsätzlichen nur eine Wiederholung der bei Cebus

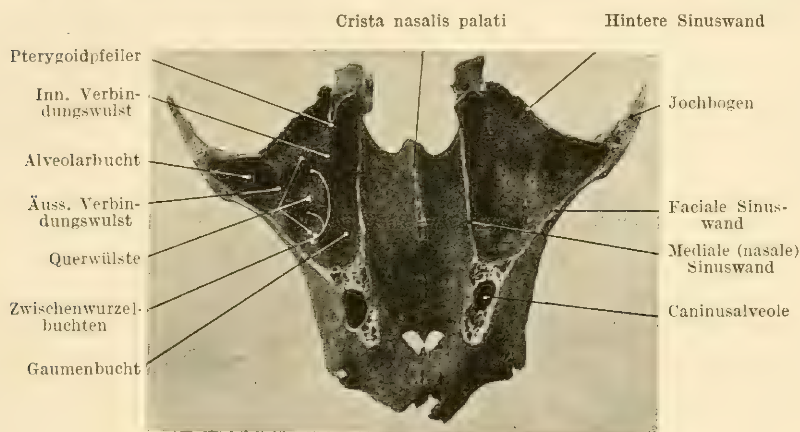


Fig. 10.
Gaumen und Kieferhöhlenboden von oben.
Mycetes auratus. 3/4 nat. Gr.

gefundenen Verhältnisse. Ich mache nur nochmals auf die grössere Breite des Einstrahlungskegels des Jochbogens, auf die stärkeren Juga alveolaria und die viel massivere Gestaltung des den vorderen Zähnen entsprechenden Maxillaabschnittes aufmerksam.

Ein wesentlich anderes Bild als bei Cebus bietet uns die Ansicht des Sinusinnern, sowohl was seine faciale Innenwand, als auch seinen Boden anbelangt. Entfernen wir das Gaumendach und die Nasenscheidewand (entsprechend dem 3. Cebus-

objekt), so erkennen wir vor allem, dass der Oberkieferwand entlang kein Hauptpfeiler emporsteigt (Textfig. 10). Das System der vorderen Nebenpfeiler ist ganz schwach ausgeprägt, dafür finden wir eine sehr dichte einheitliche Spongiosa im Vorderkiefer, die nicht nur die Inzisiven- und Eckzahnalveolen ohne ausgedehntere Knochenaussparungen verbindet, sondern in ihr sind sogar sämtliche Prämolarenwurzeln eingebettet. Der Sinus dehnt sich also weniger weit nach vorne aus als bei Cebus, und die ganze vor ihm gelegene Knochenpartie enthält bei starker Ausbildung reichliche Spongiosa. Wir werden in ihr zahlreiche trajektorielle Züge finden, die zu dem sog. System der Crista canina gerechnet werden müssen.

Bedeutend stärker ausgeprägt als die Leistenbildungen der Sinusvorderwand sind aber diejenigen seiner Rückwand. Hier handelt es sich um eine Gruppe von hinteren Nebenpfeilern. Meistens steigen zwei hintere Nebenpfeiler an der hinteren Maxillarkörperwand, dabei in den Sinus gratartig vorspringend, aufwärts. Sie entspringen wie bei Cebus dem inneren Verbindungswulst, zum kleineren Teil auch dem äusseren und stehen mit dem hinteren Teil des Augenhöhlenbodens (Sinusdach) in Verbindung. Dabei sendet der innere Verbindungswulst eine besonders starke Knochenleiste aus, von der nur ein Teil sich in den hinteren Augenhöhlenboden verfolgen lässt, ein stärkerer aber zur Wurzel des Processus pterygoideus gelangt. Wir können also wiederum von einem Pterygoidpfeiler sprechen.

Die Verbindungs- und Querwülste selber überblicken wir am besten im vom Gesichtsskelet abgetrennten Sinusboden (Textfig. 10; in der Röntgendurchleuchtung Fig. 15 und 15a). Hier begegnen uns kräftigere Wulstbildungen als bei Cebus; ihr Verlauf und ihre Aufteilung aber ist bedeutend weniger kompliziert wie dort. Ich unterscheide einen inneren von einem äusseren Verbindungswulst und zwischen beiden Querwülste.

Entsprechend der vereinfachten Linienführung der Leistenbildungen gegenüber Cebus verhalten sich die Ausbuchtungen des Sinus ebenfalls einfacher. An seiner Haupteinteilung in Alveolar- und Gaumenbucht, sowie Zwischenwurzelbuchten halten wir fest, beobachten aber, dass die Aussackungen im allgemeinen und speziell auch die Gaumenaussackungen weniger entwickelt sind (Fig. 15). Die Sinushöhle ist einheitlicher und grösser, namentlich ausgedehnt ist sie gegen die seitliche Maxillarwand, wo sie wie

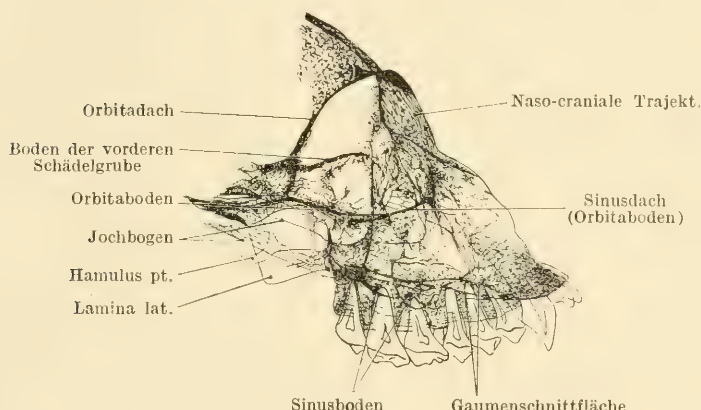


Fig. 11.
Halbierter Schädel. Linke Schädelhälfte. Schnittfläche auf Platte aufruhend Mycetes auratus Nr. 70 ♀.

ein tiefes Tal sich weit in den Jochbogeneinpflanzungskegel ausdehnt. Damit fällt die Unterscheidung einer vorderen und hinteren Abteilung der Alveolarbucht dahin. In den Gaumenfortsatz der Maxilla tritt auch nur eine, und zwar erheblich kleinere Gaumenaussackung der Kieferhöhle auf jeder Seite ein.

Unterwerfen wir nun die Röntgenbilder unserer Betrachtung.

Fig. 11. (Mycetes auratus; Totalaufnahme der intakten linken Schädelhälfte.)

Rückblickend auf die bei den Untersuchungen von Cebus Fig. 5 u. 8 gewonnenen Resultate, wende ich mich gleich dem trajektoriellen System der Crista canina zu. Wie nach der Betrachtung der äusseren Schädelkonturen zu erwarten, sind diese trajektoriellen Strukturen sehr deutlich ausgeprägt. Der Ursprung der Linien entspricht dem bei Cebus beobachteten: Es handelt sich um zwei Hauptgruppen, deren vordere von den Alveolarkörben der Inzisiven und des Caninus trajektorielle Züge in sich vereinigt und das maxillo-nasale Trajektorium repräsentiert. Es ist kräftig ausgebildet. Dabei möchte ich auf seinen Endverlauf speziell hinweisen, indem im Gebiet der Nasenwurzel naso-craniale Trajektorien besonders stark zutage treten. Wenig hinter ihm zurück tritt das maxillo-orbitale Trajektorium, das zum grössten Teil seine Züge aus den Alveolen der Prämolaren, zum kleineren aus dem Gebiet der Eckzahnalveole empfängt. Bei dieser Gelegenheit weise ich auf die Lage der Prämolarenwurzeln hin, ein Verhalten, wie wir es späterhin bei Lagothrix (Fig. 16 und 17) noch markanter wiederfinden werden. Es handelt sich dabei darum, dass das enge Zusammengehören der Prämolaren zum Gebiet der Crista canina seinen besonderen Ausdruck dadurch findet, dass deren Wurzeln, im Gegensatz zu den Molarenwurzeln, eine deutliche konzentrische Zuneigung nach der Gegend der Wurzelspitze des Eckzahnes hin erkennen lassen. Auch bei Fig. 12 ist die Hauptrichtung der Prämolarenwurzeln entsprechend, nur sind dort die Wurzelspitzen selber, und zwar nach hinten, abgebogen.

Dem breiten Einstrahlungskegel des Jochbogens entsprechend, zeigt uns dieses Gebiet, dass von beiden ersten Molaren, besonders aber vom M_2, dichte Linienzüge nach dem Jochbogen selber gelangen. Teilweise können wir sie trotz Überdeckungen in ihn hinein verfolgen. Es sind dies jugo-alveoläre Trajektorien. Sie werden in Fig. 12 noch

deutlicher zu sehen sein. Weniger überdeckt und daher etwas deutlicher in ihrem ganzen Verlauf zutage tretend zeigen sich uns die oberen und unteren jugo-orbitalen Trajektorien, die das grosse Foramen zygomatico-orbitale zwischen sich einschliessen. Ihr Einstrahlen in den Jochbogen hinein lässt sich auf der Originalplatte wenn auch blass, so doch klar überblicken.

Ein hinteres maxillo-orbitales Trajektorium, wie wir es bei Cebus gefunden und wie es dem Verbindungssystem entsprechen würde, kann ich an diesem Objekt nicht erkennen.

Die trajektoriellen Strukturen des Gaumendaches, wie die alveolären Längstrajektorien sind trotz dichter Überdeckungslinien in ihrem Verlauf zu verfolgen. Eine eingehendere Betrachtung derselben möchte ich mir aber doch für die weniger überdeckten Aufnahmen Fig. 12 u. 14 vorbehalten.

Fig. 12 u. 12 a. (Um diese eben erwähnten Überdeckungen auszuschalten, sind die Nasenscheidewand und der knöcherne Gaumen abgetragen. Der Jochbogen ist entfernt, seine Einpflanzungsstelle aber mitsamt der ganzen Aussenwand der Kieferhöhle erhalten.)

Vorliegendes Knochenpräparat gibt uns in seiner Durchleuchtung ein äusserst übersichtliches Bild über den Verlauf unserer trajektoriellen Systeme. Wesentlich Neues ergibt sich für das Gebiet der Crista canina nicht; ich mache aber hier nochmals aufmerksam auf den auffallend übersichtlichen Verlauf des maxillo-nasalen Trajektoriums, das sich in der Nasenwurzel in den naso-cranialen Trajektorien nach der Stirnregion fortsetzt, und des vorderen maxillo-orbitalen Trajektoriums. Auch hier fassen wir die Linien beider zusammen auf als das trajektorielle System der Crista canina.

Nach hinten, über dem Septum zwischen M_2 und M_3, zeigt sich eine Zweiteilung der hellen Bildfläche, welche selbst der facialen Antrumwand entspricht, durch die scharfe dunkle Linie des stehengebliebenen Stumpfes der Jochbogeneinstrahlung. Ihrem untersten Teil streben kräftige Linienzüge aus dem Alveolargebiet der Molaren zu; es sind die jugo-alveolären Trajektorien. Die stärksten kommen aus der Alveole von M_2,

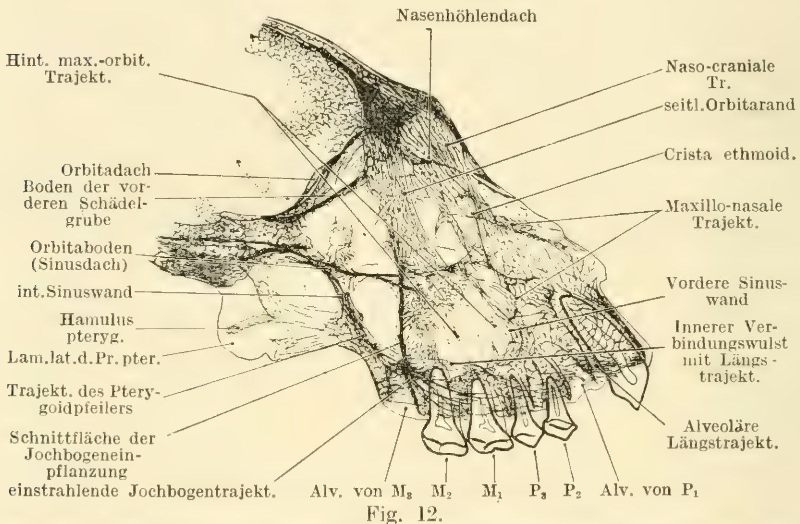


Fig. 12.

Rechte Schädelhälfte. Jochbogen abgetrennt, Einpflanzungsstelle aber erhalten. Mediale Wand des Sinus maxillaris gänzlich entfernt. Äussere Fläche der Schädelhälfte auf Platte aufruhend.

andere auch von M_1. In den oberen Teil einstrahlend, erkennen wir die Züge des oberen und des unteren jugo-orbitalen Trajektoriums. Dieses Bild lässt uns also doch wie bei Cebus wieder ein trajektorielles System des Verbindungssystems erkennen, wenn es auch minder deutlich ausgeprägt erscheint. Nun zeigen sich aber in der vor der dunklen Linie gelegenen hellen Fläche (faciale Oberkieferwand) auffallende neue Bildungen. Es sind deutlich von den buccalen Wurzelalveolen ausgehende Züge feinster dunkler Linien und

Punkte, die zum Teil in den lateralen Abschnitt des unteren, vor allem aber in den seitlichen Orbitalrand einstrahlen. Ich glaube nicht fehl zu gehen, wenn ich diese trajektoriellen Linien für Verstärkungen der Sinusaussenwand halte, die die Rolle des bei Cebus beobachteten, bei Mycetes aber fehlenden Hauptpfeilers übernehmen, und ich sehe daher in ihnen ein hinteres maxillo-orbitales Trajektorium.

Wie verhalten sich hier nun die Längstrajektorien? Vor allem lässt das Bild eine genaue Scheidung zwischen alveolären Längstrajektorien, die am Randteil der Caninusalveole beginnen und sich in ihrem weiteren Verlauf nach hinten mehr und mehr dem Grund der Postcaninenalveolen nähern, und längsverlaufenden Trajektorien über den palatinalen Molarenwurzeln zu. Letztere möchte ich aus dem Vergleich von Röntgenbild und Knochenpräparat als trajektorielle Strukturen des inneren Verbindungswulstes auffassen. Von der Alveole des M_2 an schliessen sich diese beiden Längsstränge dichter zusammen, so dass keine Scheidung mehr möglich ist. Ihr Endverlauf entspricht den bei Cebus gemachten Beobachtungen. Es handelt sich um Ausstrahlungen in die Lamina des Flügelfortsatzes und andere in die Sinusrückwand. Es sind die trajektoriellen Systeme des Pterygoidpfeilers und des lateralen hinteren Nebenpfeilers der Sinuswand.

Fig. 13. (Jochbogen von Mycetes isoliert.)

Fassen wir zunächst die Einstrahlungsstelle in die äussere Oberkieferwand ins Auge. Da zeigen sich nicht nur im Gebiet der Crista alveolo-zygomatica fächerartig in den Jochbogen einstrahlende trajektorielle Linien, sondern besonders ausgeprägt verlaufen in ihm einheitliche Züge vom seitlichen und unteren Augenhöhlenrand. Die letzteren ziehen unterhalb vom Foramen zygomatico-orbitale durch. In ihrem Verlauf verfolgen wir sie als feine dunkle Linien, die verschieden stark

ausgeprägt sind. Im grossen ganzen durchziehen sie ihn aber doch annähernd parallel zu seiner Längsrichtung. Der Ver-

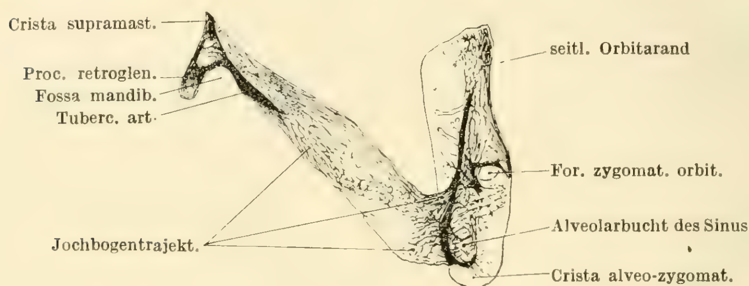


Fig. 13.

dacht auf eine gewisse Torsion der einzelnen Linien umeinander taucht aber auch hier auf. Wie bei Cebus (Fig. 6 und 7) verdichten sich diese parallelen Züge in der Gegend des Tuber-

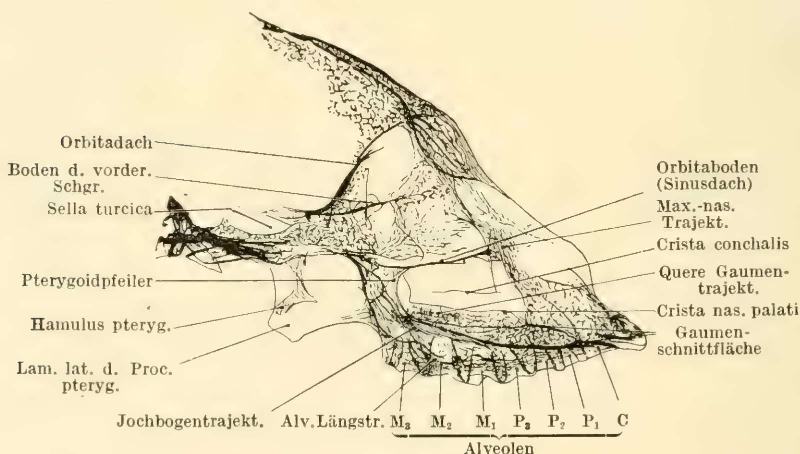


Fig. 14.

culum articulare zu einheitlicher kompakter Knochenmasse, die keine einzelnen Linien mehr erkennen lässt.

Fig. 14 und 14a. (Mycetes auratus; linke Schädelhälfte; die ganze faciale Wand des Oberkiefers mitsamt der Jochbogeneinstrahlung und der seitlichen Orbitalwand ist abgetragen. Auch sind durch den Schnitt die Alveolarwände der buccalen Wurzeln von P_1—P_3 und M_1 und M_2 entfernt, die Caninusalveole ist angeschnitten, die Alveole von M_3 ist fast intakt. Der Gaumen ist vollständig erhalten.)

Hier handelt es sich hauptsächlich um den Verlauf der Längstrajektorien. Von den alveolären Längstrajektorien kommen dabei diesmal der Schnittführung wegen nur die Trajektorien der Innenwurzeln, d. h. des inneren Verbindungswulstes, in Betracht. Ihr Verlauf ist gleich wie bei den oben geschilderten Bildern (besonders Fig. 8 und 8a) von Cebus. Sie strahlen teils in die Lamina lateralis des Flügelfortsatzes und seine Wurzel aus, teils aber gelangen sie von ihm aus der Sinusrückwand entlang nach oben ins Sinusdach. Am Objekt können wir auch deutlich erkennen, dass der scharfkantige Pterygoidpfeiler eine schmale Leiste nach dem Sinusdach sendet. Eine auffallende Ansammlung von Linien treffen wir direkt über der Alveole von M_3, wahrscheinlich bezieht sich ein Teil derselben doch noch auf Jochbogentrajektorien, die zu den Molarenwurzeln ausstrahlen.

Sehr anschaulich zeigt sich uns die zweite Gruppe von Längstrajektorien diejenigen des Gaumendaches. Wir können, besonders im hinteren Teil der Crista nasalis palati duri, solche in Durchflechtung mit transversalen Zügen erkennen. Die Beziehung dieser Längstrajektorien zu denen des inneren Verbindungswulstes lässt die Möglichkeit einer Verbindung mit dem Pterygoidpfeiler zu.

Das reiche Linienwerk im Gaumendach zeigt uns ausser den Längstrajektorien deutlich quer zu diesen verlaufende Linien; es handelt sich um die transversalen Quertrajektorien des Gaumendaches, deren Verlauf in Fig. 15, der

Gaumendurchleuchtung von oben, noch übersichtlicher gezeigt werden soll.

Fig. 15 und 15a. (Die vom übrigen Gesichtsskelet durch Horizontalschnitt abgetrennte Gaumenplatte mit der beiderseitigen Jochbogeneinstrahlung und den Flügelfortsätzen.)

Dieses Bild stammt von dem Objekt unserer Textfigur 10 und entspricht unserem in Fig. 9 wiedergegebenen Cebusobjekt. Es zeigt grundsätzlich dieselben Strukturen wie

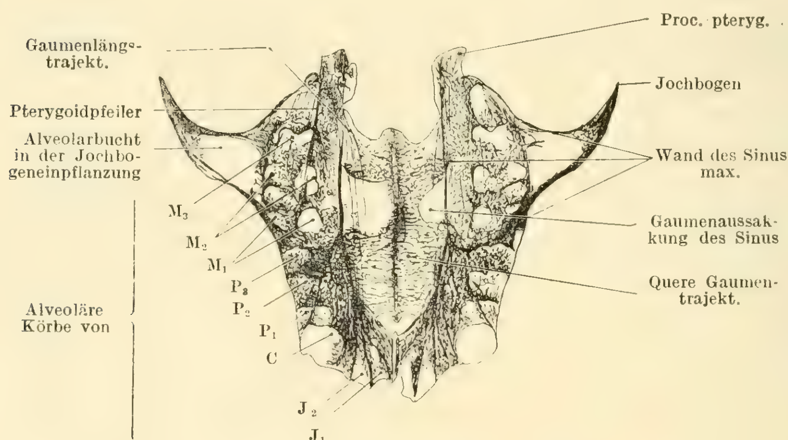


Fig. 15.

Aufnahme von oben. Gaumen auf Platte aufruhend.
Mycetes auratus. Expl. 1 ♂.

dort, nur haben wir es mit noch ausgeprägteren und daher übersichtlicheren Linien zu tun. Ausbuchtungen der Oberkieferhöhlen bestehen, wie schon erwähnt, jederseits in einer kleinen Gaumenaussackung und der tief in die Jochbogeneinpflanzung einragenden Alveolarbucht.

Ich vermag folgende Systeme trajektorieller Linien zu verfolgen: Von den Alveolarwänden der Inzisiven und dem medialen Teil der Caninusalveole sammelt sich ein ganzes Bündel zusammenstrahlender Längslinien gegen das Vorderende der

dunklen Schattenlinie, welche die mediale Sinuswand im Molarengebiet zwischen den Alveolen und dem Gaumen zu erkennen gibt. Eine dichte Verflechtung mit Zügen aus dem palatinalen Teil der Prämolarenalveolen und dem lateralen Teil der Caninusalveole verursacht dabei ein im Bilde dunkler erscheinendes Dreieck, dessen Spitze ich dort finde, wo die Sinusvorderwand in die mediale Sinuswand umbiegt. Wenn auch kein Zweifel besteht, dass der Hauptteil der geschilderten Linien in die mediale Sinuswand, und zwar oberhalb der Gaumenaussackung der Kieferhöhle Fortsetzung findet, in ihrer Knochenplatte zum Flügelfortsatz gelangend, so ist doch wahrscheinlich, dass andere Linien, ich verfolge solche namentlich von den Inzisivenalveolen her, unabhängig von der medialen Sinuswand und unter der Gaumenaussackung hindurch, im seitlichen Teil des Gaumendaches verlaufen. Diese haarfeinen Züge treffen an der Wurzel des Pterygoidfortsatzes mit der Schnittlinie der medialen Sinuswand zusammen, um mit ihr vereinigt in die Wurzel des Pterygoidfortsatzes überzugehen. Sie stellen also ein Längstrajektorium im Gaumen vor und schliessen sich lateralwärts an das innere alveoläre Längstrajektorium an, von dem gleich zu reden sein wird. Es streben nämlich der Wurzel des Pterygoidfortsatzes noch andere trajektorielle Linien zu. Die von den palatinalen Alveolenabschnitten der Frontzähne kommenden Längszüge gelangen nicht alle in die mediale Sinuswand oder die Gaumenplatte; ein recht beträchtlicher Teil verbindet sich vielmehr nach hinten zu mit den trajektoriellen Linien der palatinalen Molarenwurzeln, um auf diese Weise, als trajektorielles System des inneren Verbindungswulstes, den Flügelfortsatz zu erreichen. Ob auch Züge von Linien, welche hinter der Alveole von P_3 nach lateral kreuzen und sich dann dem Liniensystem über den buccalen Molarenwurzeln — dem trajektoriellen System des äusseren Verbindungswulstes — an-

zuschliessen scheinen, hierher gehören, kann ich nicht entscheiden. Wahrscheinlicher scheint mir, dass es sich bei diesem Schenkel um trajektorielle Linien in einem Querwulst handelt. Das eben als im äusseren Verbindungswulst verlaufend erwähnte äussere alveoläre Längstrajektorium liegt nur zum Teil in diesem, zum andern auch in dem Alveolarteil der facialen Oberkieferwand, wo ich in der Aussenwand der Prämolaren-, Caninus- und Inzisivenalveole seine zarten, längsverlaufenden Linien zu erkennen vermag.

Wie ich bei Cebus (zu Fig. 9) erwähnte, treten bei Mycetes in Zusammenhang mit geringerer Ausbildung der Gaumenaussackungen in der Röntgenaufnahme die transversalen Gaumentrajektorien, das alveolo-palatinale Trajektorium, besonders klar zutage. Wir verfolgen sie als quer durch das ganze Gaumendach ziehende Linien, die sich in der Medianen mit denen der anderen Seite verflechten, wodurch eine Verdichtung zustande kommt. Aber nicht allein diese zusammenstossenden, transversalen Gaumendachtrajektorien bilden die Verdunkelung in der medianen Nahtzone, vielmehr kommen auch zarte Längslinien hinzu, die oben (Fig. 14) geschilderten trajektoriellen Linien der Crista nasalis palati. Die transversalen Linien finde ich besonders kräftig im Gebiet der Molaren, d. h. dem Kieferabschnitt, welchem aussen die Jochbogeneinstrahlung entspricht.

3. Die Befunde bei Lagothrix cana.

Zu einem letzten kurzen Vergleich ziehe ich noch die Röntgenaufnahmen einer dritten Tierart heran, Lagothrix cana (Wollaffe). Mit diesem Beispiel sei mir auch ein Hinweis auf die trajektoriellen Linien zu verschiedenen Entwickelungsstadien gestattet, indem ich das Röntgenbild eines jugendlichen Schädels beigebe. Um auch einen Vergleich mit den von Walkhoff bei den Menschenaffen ausführlich besprochenen tra-

jektoriellen Bahnen des Unterkiefers zu ermöglichen, bringe ich die Aufnahmen der beiden Kiefer in ihrer richtigen Artikulationsstellung.

Lagothrix gehört zu den Affenarten, welche eine nur geringe Schnauzenentfaltung in Verbindung mit einer relativ gross entwickelten Gehirnkapsel aufweisen. Der nach lateral gewölbte Jochbogen ist platt gedrückt wie bei Mycetes, aber graciler als dort. Er dringt ohne eigentliche Knickung von lateral in den Oberkiefer ein. Die Molarenreihe zeigt in bezug auf die relative Grösse der einzelnen Zähne etwas geringere Unterschiedlichkeiten als Mycetes, aber viel geringere als Cebus. Der Einpflanzungskegel des Jochbogens ist niedriger als beim Brüllaffen, seine Basis aber breiter. Er empfängt Alveolarjuga vom ersten und besonders vom zweiten Molaren, andeutungsweise ist auch ein solches zu M_3 zu verfolgen. Das Foramen zygomatico-orbitale ist wie bei Mycetes sehr gross und um es gruppieren sich die nach dem Jochbogen und Orbitalring auslaufenden massiven Knochenwülste unserer Pfeilersysteme. Aber nicht nur dieses hintere Pfeilergebiet zeigt kräftige Bauart, auch über dem starken, gebogenen Eckzahn ist als wulstige Leiste die Crista canina sehr deutlich ausgeprägt.

Vergleichen wir nun die Röntgenbilder mit unseren bisher gewonnenen Resultaten.

Fig. 16—19: Komplette linke Schädelhälften; Totalaufnahmen mitsamt dem Unterkiefer.

Fig. 16: Erwachsenes Exemplar; bei der Aufnahme ruht die Medianschnittebene auf der photographischen Platte auf.

Fig. 17 und 17a: Dasselbe Objekt wie Fig. 16; nur liegt der Jochbogen auf der Platte auf.

Fig. 18: Jugendliches Exemplar; die Medianschnittebene liegt auf der Platte.

Fig. 19 und 19a: Dasselbe Objekt wie Fig. 18; nur liegt der Jochbogen auf der Platte auf.

Dass wir bei diesen Aufnahmen, je nachdem ob die Schädelmedianebene auf der Platte aufruht, oder ob dies für die seitliche Fläche des Schädels der Fall ist, die Strukturen einzelner Züge recht verschieden deutlich zu erkennen vermögen, liegt auf der Hand. Je weiter ja ein Gebilde von der Platte entfernt, je mehr einzelne Knochenplatten und Leisten übereinander fallen, um so minder deutlich müssen sich die trajektoriellen Strukturen jener Teile ausprägen. Daraus resultiert die Tatsache, dass, obgleich es sich um ein und dasselbe Objekt handelt, manche Strukturgebilde, manche Trajektorien sich jeweils nur in der einen von beiden Aufnahmen vorfinden. Erst auf dem Wege der synthetischen Betrachtung ist hier Klarheit über die Gesamterscheinung zu gewinnen.

Wenden wir uns vorerst den Bildern vom ausgewachsenen Tier zu (Fig. 16, 17). Vor allem fällt hier sowohl im Ober- wie auch im Unterkiefer die eigenartige Stellung der Zahnwurzeln ins Auge. Ich habe auf Entsprechendes schon bei Mycetes (Fig. 11) hingewiesen, aber hier finden wir das ganze Verhalten noch viel deutlicher ausgeprägt. Es neigen sich nämlich die Wurzeln sämtlicher Prämolaren der Eckzahnwurzel zu, während die Molarenwurzeln alle mehr oder weniger eine Neigung nach hinten erkennen lassen. Ich sehe darin einen sehr deutlichen Hinweis auf Beziehungen zwischen den Zähnen und trajektoriellen Liniensystemen.

Wir haben früher von einem trajektoriellen Hauptsystem der Crista canina und einem solchen der Jochbogeneinpflanzung gesprochen. Hier wird es nun sehr deutlich, dass die aufsteigenden Trajektorien der Prämolaren zu ersterem, die der Molaren zu letzterem streben. Das System der Crista canina besteht wieder aus einem Trajectorium maxillo-nasale und maxillo-orbitale anterius. Das letztere ist hier recht kräftig ausgeprägt. Von den Alveolarkörben der Molarwurzeln gehen hintere maxillo-orbi-

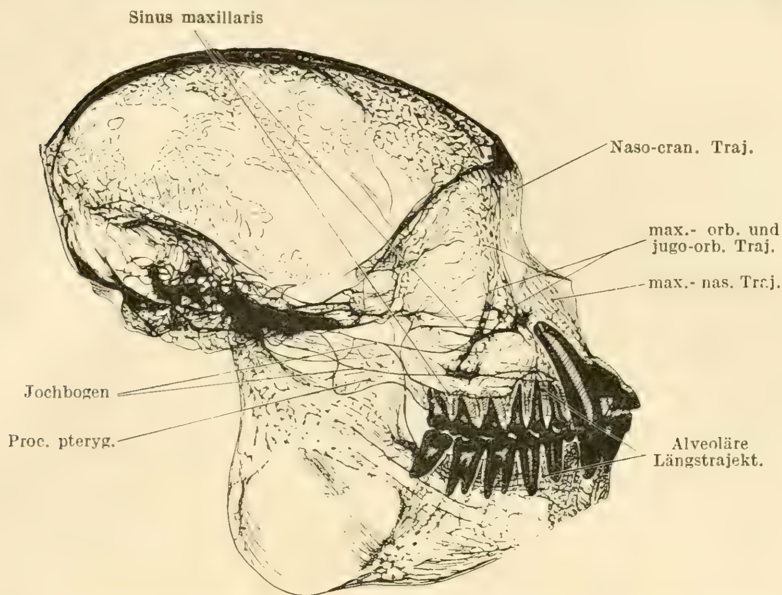


Fig. 16.
Linke Schädelhälfte mit Unterkiefer. Medianschnitt auf Platte aufruhend, Lagothrix cana (Nr. 344) ♂.

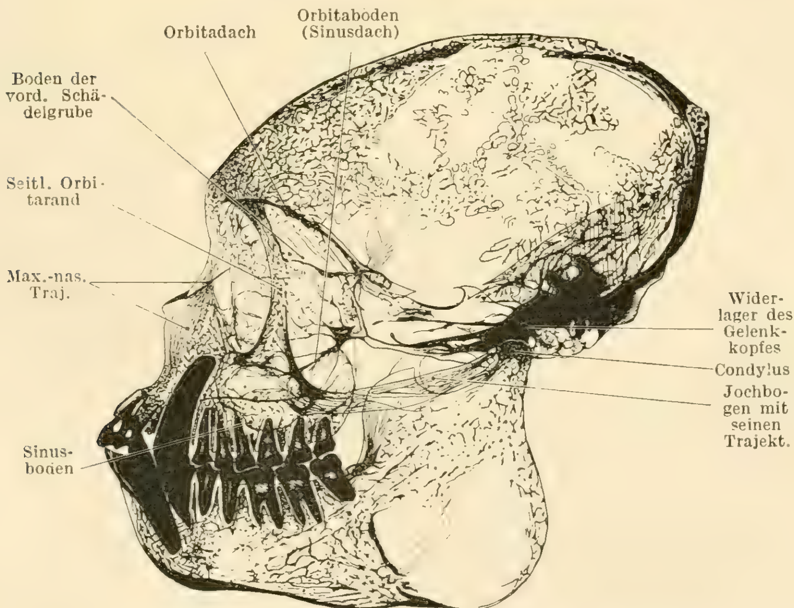


Fig. 17.
Linke Schädelhälfte mit Unterkiefer. Aussenfläche der Platte aufruhend. Lagothrix cana (Nr. 344) ♂.

tale Trajektorien aus, während andere vom Jochbogen kommend jugo-alveoläre Linien vorstellen. Sehr kräftig sind ein vorderes und hinteres jugo-orbitales Trajektorium. Im freien Jochbogen sind die annähernd horizontalen Linien seiner trajektoriellen Strukturen recht deutlich zu sehen.

Von diesen Hauptbahnen unabhängig verlaufen die trajektoriellen Systeme der hinteren Maxillarkörperwand und des Pterygoidpfeilers.

Die alveolären Längstrajektorien kommen der starken Überdehnung wegen nicht so deutlich zum Ausdruck, wie das in früheren Aufnahmen teilweise der Fall war. Jedoch kann ihr Vorkommen auch nachgewiesen werden.

Zum weiteren Vergleich mit dem ausgebildeten Schädel gebe ich in den Figuren 18 und 19 nun auch Röntgenogramme eines Schädels in einem Jugendstadium des Gebisses. Das betreffende Exemplar ist noch im Besitz der Milchzähne, mit Ausnahme der Inzisiven, die schon gewechselt sind, dazu sind aber schon die beiden ersten Dauermolaren durchgebrochen. In der Knochensubstanz der Kiefer zeigen sich uns weitere in Entwickelung begriffene Dauerzähne, und zwar sind dies C, P_{1-3} und M_3.

Ich verfolge in erster Linie die trajektoriellen Strukturen des Vorderkiefers. Es lassen sich in beiden Bildern die Trajektorien des maxillo-nasalen Systems erkennen, dessen Ausläufer wir auch in diesem kindlichen Schädel in den naso-cranialen Trajektorien der Nasenwurzel finden. Das vordere maxillo-orbitale Trajektorium der Milchzähne ist wegen der Schatten der Zahnanlagen der Dauerzähne nur in seinem Endverlauf zu überblicken.

Auch das Jochbogengebiet dieses jugendlichen Schädels lässt dieselbe Einteilung trajektorieller Linien zu, wie wir sie bisher für die Schädel ausgewachsener Neuweltaffen innehalten konnten. Es ist ein deutliches jugo-alveoläres System

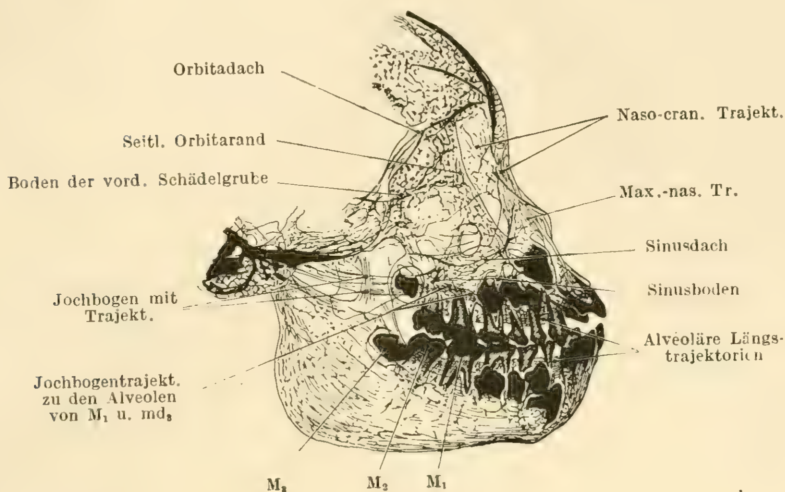


Fig. 18.



Fig. 19.
Lagothrix cana vor dem Zahnwechsel.

zu beobachten, das seine Trajektorien besonders von M_1, daneben auch dem M_2, der noch weit offene Wurzeln erkennen lässt, empfängt. Zwischen M_1 und dem nachdrängenden P_3 lässt sich auch noch eine deutlich mit dem Jochbogen in Verbindung stehende Linie von md_3 her verfolgen. Das im erhaltenen Jochbogen annähernd parallel verlaufende Liniensystem teilt sich nach der Orbita hin in unser oberes und unteres jugo-orbitales Trajektorium, deren weiterer Verlauf unseren bisherigen Resultaten entspricht.

Alveoläre Längstrajektorien zeigen sich ausserordentlich klar im Alveolengebiet der Milchmolaren, während die Wurzelsepten der bleibenden Molaren (etwas weniger ausgeprägt) entsprechende Strukturen aufweisen. Das ganze Gebiet der Sinusrückwand endlich ist durch den sich bildenden M_3 überdeckt.

Für die beiden durchgebrochenen Dauermolaren sind Trajektorien (sowohl jugo-alveoläre als hintere maxillo-orbitale Linien) sehr deutlich nachweisbar. Auch zu den Inzisiven und den noch stehenden Milchzähnen ist unverkennbar ein trajektorielles Gerüst zu verfolgen. Aber durch die Anlagen der noch in den Zahnsäckchen ruhenden vorderen Dauerzähne sind die meisten der trajektoriellen Linienzüge mehr oder minder überdeckt. Diese Überlagerung verschiedener Teile übereinander macht mir auch die Entscheidung der Frage unmöglich, ob zu den erwähnten Zahnanlagen auch schon Trajektorien hinlaufen. Für den sich bildenden Dauercaninus halte ich die Möglichkeit des Vorkommens von Zügen nach dem seitlichen Nasenrücken vorläufig nicht für ausgeschlossen, wie mir auch gewisse Linien des vorderen maxillo-orbitalen Trajektoriums mit den sich bildenden Prämolaren in Beziehung zu stehen scheinen.

Dass die Jochbogeneinpflanzung durch die schon durchgebrochenen beiden ersten Dauermolaren beeinflusst worden

ist, haben wir oben erwähnt. Es findet dies besonders in Fig. 19 seinen Ausdruck. Damit kommen wir zu einer neuen Illustration der ontogenetischen Verschiebung der Jochbogeneinpflanzung nach hinten, die uns früher (Textfig. 2 und 3) beschäftigt hatte.

In der nachfolgenden Zusammenfassung meiner Resultate muss ich auch auf die trajektoriellen Strukturen im Unterkiefer zu sprechen kommen. Ich halte es daher für ratsam, hier einen kurzen Überblick über ihre Hauptsysteme bei den Westaffen zu geben. Den Unterkiefer des Menschen und der Anthropomorphen hat Professor Walkhoff eingehenden Studien unterworfen; dabei macht er darauf aufmerksam, dass wir bei niederen Affenarten entsprechende Verhältnisse finden. Diese Beobachtung wird durch vorliegende Fig. 16—19 im grossen ganzen bestätigt. Wir erkennen folgende Hauptsysteme:

Durch die Alveolen sämtlicher Zähne des Unterkiefers verlaufen alveoläre Längstrajektorien, die hauptsächlich nach dem Gelenkkopf, zum Teil aber nach dem Processus coronoides weiter zu verfolgen sind. An sie schliessen sich vom Gelenkkopf ausgehende, das ganze Corpusgebiet mehr oder weniger ausfüllende (Fig. 18 und 19) trajektorielle Züge, die sich zur Symphysenregion vorwärts verfolgen lassen. Im Kieferast divergieren hintere Züge etwas auseinander und die hintersten verlaufen direkt gegen den Kieferwinkel, nach vorne davon aber nähern sie sich gegenseitig wieder. Alle diese Züge fasse ich als ein Trajectorium basale auf, an dem sich wohl eine obere und eine untere Abteilung unterscheiden lässt, das ich aber trotzdem vorläufig noch nicht weiter zerlegen möchte, trotzdem Walkhoff bei den Anthropomorphen eine solche Gliederung in Einzeltrajektorien durchgeführt hat. Als Trajectorium basale fasst er nur unsere obere Abteilung des gleichbenannten Zuges auf und neben einem Trajectorium

marginale (unsere untere Abteilung des Traject. basale) unterscheidet er auch ein Trajectorium posticum mit Zügen zum Angulusgebiet. Andeutungen für diese Zerlegung fehlen auch bei den von mir untersuchten Affen nicht, aber scharfe Sonderungen kann ich nicht feststellen. Mein alveoläres Längstrajektorium im Unterkiefer entspricht Walkhoffs Trajectorium dentale, die Züge vom Processus coronoides nennt er Trajectorium praeceps. Dieses letztere vermag ich ebenfalls festzustellen (Fig. 17, 17 a, 20). Es ist zweifellos bedingt durch die Zugwirkung des Musculus temporalis.

Die Stellungsweise der Molarenwurzeln im Unterkiefer ist beim ausgewachsenen Tier ebenso auffallend wie jene im Oberkiefer; wiederum erkennen wir eine Neigung der Molarenwurzeln nach hinten, während die Wurzeln der Prämolaren sich der Eckzahnwurzel zuneigen. Von den Wurzelspitzen der Molaren aus lassen sich trajektorielle Linien verfolgen, die beim ausgewachsenen Tier convergent (Fig. 16, 17) nach der Stelle der Incisura praeangularis zu verlaufen, in deren verdichteter Knochensubstanz sie unter spitzen Winkeln sich vereinigen. Beim jugendlichen Exemplar dagegen ziehen sie nahezu parallel (Fig. 18, 19) nach dem ganzen Kieferrandteil, der unter dem Molarengebiet liegt. Walkhoff beschreibt bei Anthropomorphen trajektorielle Strukturen, die in ähnlicher Weise beginnen, aber im Gegensatz zu unserem spitzwinkligen Zusammenschliessen als ein fächerförmiges Strahlenbündel (also divergent!) in das Angulusgebiet ausstrahlen (Trajectorium radiatum). Solche abirrende, nicht gegen die Incisura praeangularis laufende Linien finde ich bei Lagothrix nur für M_3, und zwar nur in geringer Zahl. Die Hauptlinien aus dem Alveolarkorb dieses Zahnes stehen mit der Incisura praeangularis in Verbindung.

Ferner finde ich trajektorielle Linien in reicherer Anzahl im vorderen Abschnitt des Unterkiefers. Während hier das

alveoläre Längstrajektorium fächerartig ausstrahlend in das ganze Symphysengebiet übergeht und in ihm senkrecht zur Oberfläche endet, ziehen andere Linien mehr in der Richtung von oben nach unten, kreuzen also die vorigen. Beim jugendlichen Tier schliessen sie sich in ihrer Richtung ziemlich genau an jene der vordersten Züge an, die von dem Wurzelspitzengebiet der Milchmolaren in den Kieferkörper absteigen. Sie sind nur im Gebiet der Schneidezähne und des Eckzahnes gegen das Unterende der Kiefersymphyse etwas convergent; beim erwachsenen Tier verhalten sie sich anderes und hier ist diese Convergenz gegen eben dieselbe Stelle, wo reichlich Compacta am Kieferrand auftritt, ausgeprägter. Deutlich laufen hier Linien von den Alveolen der Inzisiven, des Eckzahns und der Prämolaren zusammen.

Ergebnisse.

Die im vorigen mitgeteilten Untersuchungen zeigen, in wie mir scheint einwandfreier Weise, zunächst die eine und wichtige Tatsache, dass im Oberkieferapparat der Neuweltaffen trajektorielle Strukturen in reicher Zahl vorkommen. Von solchen haben für die Anthropomorphen und den Menschen schon Walkhoff und vor allem sein Schüler Goerke berichtet, aber freilich in einer viel allgemeineren und keineswegs vollständigen Weise. Beide haben aber die Tatsache erkannt, dass mit dem Alveolargebiet des Oberkiefers zwei wichtige Hauptgruppen trajektorieller Bahnen in Zusammenhang stehen, nämlich im vorderen Gebiet Trajektorien der Frontzähne und Prämolaren in der äusserlich erkennbaren Crista canina, die zur knöchernen Nase laufen, und im hinteren aus den Molarenalveolen stammende Linien, welche in Goerkes Crista alveolo-zygomatica zur Jochbogenwurzel verfolgt wurden. Von Trajektorien im Jochbogen, im Gaumen und von manchen anderen von mir dargelegten trajektoriellen Zügen

ist bei Goerke nichts zu finden. Unsere an den geschilderten Neuweltsaffen gefundenen Verhältnisse zeigen uns daher nicht nur die zwei Hauptgruppen trajektorieller, mit den Zähnen und ihrer Verwendung in Beziehung zu bringender Bahnen, sondern geben uns auch deren Verlauf auf weitere Strecken zu erkennen. Wir vermögen sie in eine Reihe der festeren Knochenwände und Knochenspangen, welche vom Gesichtsteil zum Gehirnteil des Schädels ziehen, zu verfolgen. Wir schliessen daraus auf eine Druckübertragung vom gracilen Kiefergerüst auf die festere Gehirnkapsel, den centralen, wichtigsten Bestandteil des ganzen Schädels. Im ganzen Gesichtsskelet finden sich trajektorielle Bahnen. Sie laufen von einem Knochen in den nächsten fort, als ob keine Nähte sie untereinander trennten, und zeigen, da sie alle in mehr oder minder inniger Beziehung zum Zahnapparat des Oberkiefers gefunden werden, den mächtigen gestaltenden Faktor, der in diesem gegeben ist. Er ist nicht der einzige; so trennen zum Beispiel die Augenhöhlenorgane trajektorielle Bahnen, die unter der Orbita engeren Anschluss aneinander zeigen, nach aufwärts in zwei Schenkel, nämlich einen medialwärts gelegenen nasalen und einen lateralwärts gelegenen im seitlichen Orbitalrand. Aber über der Orbita gewinnen beide Schenkel wiederum Annäherung und Anschluss an die Knochenkapsel des Gehirnschädels. Die Spange des Jochbogens erscheint als eine besonders wichtige trajektorielle Bildung. Sie wurzelt hinten in besonders festen Knochenmassen, die selber wieder durch verstärkte Knochenstützen und Leisten an Seiten- und Bodenteil des Gehirnschädels verankert sind. Diese Stelle trägt an ihrer Unterfläche immer das Widerlager für den Gelenkkopf des Unterkiefers. Am Vorderende aber verbreitert sich der Jochbogen, er pflanzt sich in hochgedehnter Weise seitlich über der Zahnreihe in das Gesichtsskelet ein, dabei nicht nur Beziehungen zum Kieferteil, die in unserem sog. Einpflanzungskegel (Goerkes Crista al-

veolo-zygomatica) gegeben sind, sondern auch zum Randgebiet der Augenhöhle gewinnend. Seine Trajektorien, hinten in dem festen Knochen gemeinsam wurzelnd, verlaufend in der freien Spange zunächst annähernd parallel (vielleicht umeinander torquiert), aber vorne strahlen sie fächerartig auseinander, die stärkeren biegen in der Crista alveolo-zygomatica nach unten ins Molarengebiet des Oberkiefergerüstes, andere nach oben im Oberrand der Gesamteinpflanzung (man könnte ihn Crista orbita-zygomatica nennen) zum unteren Teil der seitlichen Orbitalwand ab. Schwächere Züge setzen sich zwischen beiden mehr gerade fort zum Unterrandgebiet der Augenhöhle. Das ist grundsätzlich bei allen untersuchten Formen gleichartig, im einzelnen wechseln die Verhältnisse sowohl bezüglich der Entfaltung und Formgestalt des freien Jochbogens, wie auch bezüglich der Lage seiner Einpflanzungsstelle in die Maxilla. Dass zwischen der letzteren und der Stärkenentfaltung der unter ihr stehenden Molaren innigste Beziehungen bestehen, geht aus meinen obigen Ausführungen hervor. Sie gewinnen besonders Gewicht aus dem Nachweis der hier bestehenden trajektoriellen Bahnen, welche bei allen untersuchten Affengenera in jugo-alveolären Trajektorien gegeben sind und immer ganz besonders zu den Alveolarkörben der jeweils grössten unter den Molaren verfolgt werden konnten. Diese waren bei den verschiedenen Affen in verschiedenen Zähnen gegeben, bei Cebus in M_1, bei Mycetes in M_2, bei Lagothrix war ein irgendwie erheblicher Grössenunterschied zwischen M_1 und M_2 nicht nachweisbar. Ist hier also die Stelle, wo ein Trajektorium seine stärkste Ausbildung zu erkennen gibt, eine wechselnde, so gilt bei vergleichender Betrachtung auch ein Wechsel im Ausbildungsgrad gewisser Trajektorien. Sie sind allgemein bei Mycetes kräftiger als bei Cebus, anscheinend aber nicht für alle Einzeltrajektorien im gleichen Grade. Man kann sich das so vorstellen, dass ein bestimmtes Trajektorium bei einer Tier-

form eine bedeutsamere Rolle spielt als bei einer anderen, bei der einen ist es mehr eine Hauptbahn, bei der anderen mehr eine Nebenbahn in funktioneller Hinsicht. Das gibt Anhaltspunkte für die Entstehung der Formenfülle im Schädel ab, die sich als Ausdruck funktioneller Beziehungen darbietet.

Verlockend erscheint mir auch der Vergleich zwischen den trajektoriellen Strukturen im Ober- und Unterkieferapparat, denn dass diese untereinander in engster Korrelation stehen müssen, ist von vornherein wahrscheinlich, da ja die Ober- und Unterkieferzähne nur in gemeinsamer Wirkung ihre Bedeutung haben. In der Tat sind innigste Beziehungen nachweisbar. Soweit ich sie bisher zu erkennen vermochte, bringe ich sie in den Figuren 20–22 auf Tafel 2 in schematischer Weise zum Ausdruck.

Die gitterartigen Alveolarstrukturen (Alveolarkörbe) sind im Ober- und im Unterkiefer in alveoläre Längstrajektorien verankert. In jedem der beiden Kiefer gibt es dabei Bahnen, die hauptsächlich in den äusseren, und solche, die in den inneren Alveolarwänden verlaufen. Am Unterkiefer treten beide Züge hinter der Zahnreihe zusammen und setzen sich schräg durch den Kieferast aufsteigend zum Gelenkkopf fort, am Oberkiefer hängen sie zwar zum Teil auch hinter dem letzten Molaren zusammen, aber der Hauptsache nach verlaufen sie selbständig, das innere in die Wurzel des Processus pterygoideus, das äussere in die Hinterwand des Maxillarkörpers. Andere trajektorielle Bahnen fixieren nun dieses alveoläre Grundgerüst. Sie tragen es gewissermassen im Unterkiefer, während jenes im Oberkiefer durch sie am Gehirnschädel aufgehängt erscheint. Doch drückt diese Betrachtungsweise ihre funktionelle Bedeutung keineswegs vollständig aus, denn wenn sich am Unterkiefer ein Zug nach oben geltend macht, wie es beim Kieferschluss der Fall ist, wo jetzt die Unterkieferzähne gegen die

oberen gedrängt werden, müssen auch die Aufhängetrajektorien des Oberkiefers auf Druck in Anspruch genommen werden. Auf den ersten Blick erscheint somit die trajektorielle Gestaltung der Alveolarfortsätze im Ober- und Unterkiefer nur die Bedeutung zu haben, alle Zähne einer Reihe zu einheitlicher Wirkung zusammenzuschliessen und man könnte meinen, dass diese Einheitlichkeit auch gleiche Belastung für alle Zähne bedeute. Das ist nicht der Fall, wie aus der Tatsache zu entnehmen ist, dass einer bestimmten Trajektoriengruppe für die einfacher gebauten Vorderzähne (Incisivi, Caninus und Prämolaren) eine andere gegenübersteht, welche mit den Alveolarkörben der Molaren sich in Beziehung findet. Im Oberkiefer führt die erstere dieser Bahnen hauptsächlich gegen die knöcherne Nase, die letztere hauptsächlich zum Jochbogen. Schwächere Züge von beiden Gebieten stehen mit dem seitlichen Orbitalrand in Verbindung. Auch im Unterkiefer ist eine Gegensätzlichkeit zwischen den Trajektorien nicht zu verkennen, welche zu den einfacheren Vorderzähnen aufsteigen, und jenen, die vom Gebiet vor dem Kieferwinkel zu den Alveolen der Molaren ziehen. Darin prägt sich wohl eine funktionelle Unterschiedlichkeit aus. Für sie gewinnen wir Verständnis, sobald wir den beim Kaumechanismus des Kieferschlusses ganz besonders beteiligten Muskeln unsere Aufmerksamkeit schenken. Dabei will ich sie nur insoweit hier berücksichtigen, als sie kieferhebend wirken und von der seitlichen Verschiebung sowie antero-posterioren Bewegungen hier absehen. Auch diese Bewegungen und ihre Beziehungen zu den trajektoriellen Strukturen des Kieferapparates verdienen volle Beobachtung und müssen später genau erforscht werden. Meine Ziele sind aus äusseren Gründen enger gesteckt. Schliessmuskeln des Kiefers sind Temporalis, Masseter und Pterygoideus internus. Ersterer ist, wie schon aus der Tatsache hervorgeht, dass sein Angriffspunkt nahe dem Kiefergelenk liegt, ein Muskel von entscheiden-

der Bedeutung für die Geschwindigkeit des Kieferschlusses. Masseter und Pterygoideus internus wirken anders, ihre gewaltige Kraftleistung kommt eigentlich erst zur vollen Geltung, wenn die Nahrung erfasst ist und nun zermalmt werden soll. Sie wirken nicht rasch, sondern umgekehrt allmählich. Beide greifen unten im Gebiet des Kieferwinkels an, oben hat der Masseter Ursprung vom Jochbogen, namentlich von dessen vorderstem Teil dicht über dem Einpflanzungskegel, der Pterygoideus internus kommt aus der Flügelgrube. Nun finden wir Beziehungen zwischen den Anheftungsstellen dieser Muskeln und unseren Trajektorien des Molarengebietes, die mir bedeutsam zu sein scheinen. Im Oberkiefer ist es das Trajectorium jugo-alveolare, im Unterkiefer das hauptsächlich zur Incisura praeangularis convergente Trajectorium radiatum, welche in Relation mit der Wirkung des Masseters in Zusammenhang stehen dürften. Bei der Kontraktion des nach dem Prinzip eines Krafthebels tätigen Masseters übermitteln sie den Druck auf die molariformen Zähne. Am Unterkiefer kann aber das Trajectorium radiatum auch mit dem Pterygoideus internus in genau gleichen Beziehungen stehen. Im Oberkiefer ist dies für das jugoalveoläre Trajektorium ausgeschlossen. Es geht ja aus dem Jochbogen hervor und seine Einstrahlung erfolgt (Fig. 21) von oben lateral nur gegen den buccalen Kronenteil der Molaren. Dieser ist bekanntlich immer der stärker entwickelte. Nur für M_3, auf welchen sich das jugo-alveoläre Trajektorium relativ am wenigsten geltend macht, können sich die Verhältnisse umkehren. Der palatinale Kronenteil der Oberkiefermolaren steht dagegen nicht in gleicher Weise unter einem direkten Jochbogendruck. Dieser innere Teil ist durch die trajektoriellen Querlinien im Gaumen und durch das innere alveoläre Längstrajektorium zur Wurzel des Flügelfortsatzes verankert. Letztere ist die Ursprungsstelle des Pterygoideus internus. Ich bin mir über die funktionelle Bedeutung dieser Beziehungen noch nicht

ganz klar geworden, aber die Vermutung, dass solche wirklich bestehen, ist nicht von der Hand zu weisen. Einfach liegen die Verhältnisse sicher nicht, der Gaumen ist ja z. B. nicht nur eine einfache Querplatte, sondern selbst ein Gewölbe, auf das der von aussen sich geltend machende Seitendruck des Jochbogens auch einen gewissen Einfluss haben dürfte. Fassen wir einmal die gewölbte Gaumenbrücke unserer Fig. 21 als Feder auf und denken wir uns den Jochbogendruck wirksam, dann müsste diese Feder die Tendenz haben, sich stärker zu wölben. Das kann sie nun aber nicht, weil auf ihrer Kuppe das Septum osseum nasi als eine zum Hirnschädel leitende Versteifung aufsitzt. Auch die Seitenwände der Nasenhöhle wirken als ähnliche Versteifungen. Wenn nun aber die Feder sich nicht stärker zu wölben vermag, so wird daraus auch hier wieder der Druck nach unten resultieren. Die Stellung der inneren (palatinalen) Molarenwurzeln ist in der Tat eine solche, dass die Annahme solcher Beziehungen einleuchtend erscheint. Aber wie gesagt, das ist vorläufig erst ein Weg zum Verständnis funktioneller Beziehungen, ob er der einzige und richtige ist, müssen erst weitere Forschungen lehren. Tatsache ist jedenfalls, dass die Quertrajektorien im Gaumen gegenüber den Längszügen in ihm im Vordergrund stehen und gerade im Molarengebiet die stärkste Ausprägung zeigen.

Auch die im Oberkiefer und Unterkiefer (in ersterem deutlicher) ausgeprägte Sonderung der das alveoläre Grundgerüst aufhängenden resp. tragenden Trajektorien in zwei Gruppen scheint mir funktionelle Gründe zu haben. Das Vorderkiefergebiet hat seine Hauptbedeutung als Apparat zum Erfassen der Nahrung, das hintere beim Zermalmen derselben. Bei aller Zusammenfassung der Zähne durch alveoläre Längstrajektorien zu geschlossenen Zahnreihen verlieren die Zähne und Zahngruppen nie ihre individuelle Bedeutung. Daraus resultiert die spezielle Sonderung von Einzeltrajektorien. Durch sie stellen

sich für jeden Zahn etwas wechselnde Bedingungen zur Entfaltung seiner Leistungsfähigkeit ein. Aber in der Zusammenfassung zu Trajektoriengruppen und Systemen prägt sich grössere Gemeinsamkeit unbeschadet der individuellen Einzelwirkung aus. Hier steht ein vorderes Gebiet im Gegensatz zu einem hinteren. Das vordere ist hauptsächlich entstanden in Anpassung an die Wirkung des Temporalis, es ist das Trajektoriensystem des schnellwirkenden Kieferschlusses und seine Strukturen im Ober- und Unterkiefer müssen untereinander in engste Beziehung gebracht werden; das hintere System ist jenes der grössten Kraftentfaltung, bedingt durch Masseter und Pterygoideus internus und auch hier wiederum an beiden Kiefern in engeren, inneren Relationen. Die stärkere Einheitlichkeit der Unterkieferkonstruktion prägt die Trennung beider Systeme minder deutlich aus, während im Oberkieferapparat die Sonderung schärfer wird und durch Faktoren, die im bedingenden Einfluss anderer Kopforgane zu suchen sind, sich die Verhältnisse weiter komplizieren. Im ganzen betrachtet steht der vorderen Geschwindigkeitszange die hintere Kraftzange gegenüber.

Meine Ausführungen enthalten in diesem letzten Abschnitt noch viel Hypothetisches, dessen bin ich mir wohl bewusst. Sie rufen eine Menge von neuen Fragen hervor, die nur in weiteren Forschungen gelöst werden können. Dass solche aufgenommen werden möchten, ist mein herzlichster Wunsch, denn darüber, dass ein trajektorieller Bau des Kiefergerüstes auch bei anderen Tierformen, auch beim Menschen bestehen muss, und dass bei der Fülle der Differenzen in bezug auf Zahnbau, Zahngrösse und Schädelgestalt, die da vorkommt, sich viele trajektorielle Umgestaltungen zeigen werden, hege ich keine Zweifel. Nur die Berücksichtigung aller Beziehungen zwischen Schädelgestalt, Zahnbau und Kiefermuskulatur wird hier verwickelte Fragen allmählich klären können.

Die vorliegende Arbeit ist in der Dr. Senkenbergischen Anatomie der Universität Frankfurt a. M. (Direktor Professor Dr. E. Göppert) in den Jahren 1916 und 1917 auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. H. Bluntschli ausgearbeitet worden. Dem Direktor des anatomischen Institutes, Herrn Professor Dr. Göppert, wie auch dem Leiter des zahnärztlichen Institutes (Carolinum), Herrn Professor Dr. Loos, verdanke ich liebenswürdigste Förderung meiner Arbeit durch Überlassen eines Arbeitsplatzes und Erlaubnis zu den Röntgenaufnahmen, welche durch die Oberin der Frankfurter Zahnklinik, Fräulein L. de Bary, ausgeführt wurden. Gerade diese Hilfe hat meine Studien wesentlich erleichtert. Bei der Schwierigkeit des technischen Vorgehens, das auch mir bei manchen Aufnahmen ungünstige Resultate lieferte, ward mir ihre reiche Erfahrung auf diesem Gebiet zu grossem Nutzen. Auch Fräulein de Bary gebührt daher aufrichtiger Dank. Hauptsächlich möchte ich aber an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Bluntschli, meinen herzlichsten Dank aussprechen für die immer neuen, mannigfaltigen Anregungen, die er mir bei meiner Arbeit in reichstem Masse zuteil werden liess.

Bemerkung zu den Figuren

auf Tafel 1 u. 2 und den Textabbildungen.

Es war ursprünglich meine Absicht dieser Arbeit sämtliche entscheidenden Röntgogramme in direktem Kopieverfahren beizugeben. Unter dem Druck der Kriegsverhältnisse war dies nicht möglich und bin ich der Verlagsbuchhandlung zu grossem Dank verpflichtet, dass sie die Drucklegung und die Beigabe der nach dem Autotypieverfahren hergestellten Tafel 1 ermöglichte. Sind auch die Figuren auf derselben nicht ganz so scharf und die trajektoriellen Strukturen nicht ganz so augenfällig wie in den Originalaufnahmen, so gestatten diese Bilder namentlich bei Lupenbetrachtung das Erkennen aller wichtigen Trajektorien. Es handelt sich durchwegs um absolut unretuschierte Aufnahmen. Im Vergleich dieser Bilder mit den Textfiguren gleicher Numerierung und dem zu diesen gehörigen Text ergibt sich die Figurenerklärung von selbst. Diese Textfiguren in Strichmanier von Röntgenbildern wurden so gewonnen, dass mit feiner Feder und Tusche auf einem photographischen Abzug alle Linien nachgefahren wurden und später die photographische Aufnahme auf chemischem Wege wieder entfernt wurde. Wie weit diese Federzeichnungen Anspruch auf Genauigkeit machen können, darüber vermag sich der Leser durch Vergleich mit den Tafelfiguren genügende Klarheit zu verschaffen. Während die Figuren auf Tafel 1 in natürlicher Grösse reproduziert wurden, sind die Federzeichnungen von Röntgogrammen in den Textfiguren 5—9, 11—15, 18 und 19 auf $^4/_5$, in Textfigur 16 und 17 auf $^3/_4$ verkleinert worden.

Die Figuren 20—22 auf Tafel 2 sind schematisierte Darstellungen, welche sich hauptsächlich auf die Befunde bei Lagothrix stützen, aber auch die Cebus- und Mycetesbefunde insoweit berücksichtigen, dass alle von mir beschriebenen trajektoriellen Züge graphische Darstellung fanden. Fig. 20 ist die Seitenansicht, Fig 21 ein Schädelquerschnitt durch das Molarengebiet Fig. 22 eine Aussicht auf den Gaumen.

Literatur.

1. Adloff, Greifswald, Die Entwicklung des Zahnsystems der Säugetiere und des Menschen, eine Kritik der Dimertheorie von Bolk. (Verlag Engelmann, Leipzig 1912.)
2. Bluntschli, H., Zur Phylogenie des Gebisses der Primaten mit Ausblicken auf jenes der Säugetiere überhaupt. (Jahrgang 56 der Züricher naturforschenden Gesellschaft 1911.)
3. — Das Plathyrrhinengebiss und die Bolk'sche Hypothese von der Stammesgeschichte des Primatengebisses. (Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1911.)
4. Fick, Rudolf, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, II. Teil: Allgemeine Gelenk- und Muskelmechanik. (Fischer, Jena 1910.)
5. Fischer, Guido, Bau und Entwicklung der Mundhöhle des Menschen unter Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie des Gebisses und mit Einschluss der speziellen mikroskopischen Technik. (Verlag Klinkhardt, Leipzig 1909.)
6. Gebhardt, Über den Skelettbau mit dünnen Platten. (Anatomischer Anzeiger, Ergänzung zum 38. Band, Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 25. Versammlung, Leipzig 1911.)
7. — Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen jeweils mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? (Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, 16. Band 1903.)
8. — Über die funktionelle Knochengestalt. (Verhandlungen der deutschen Gesellschaft für orthopädische Chirurgie, Beilageheft der Zeitschrift für orthopätische Chirurgie, 27. Band, Berlin 1910.)
9. Goerke, Beitrag zur funktionellen Gestaltung des Schädels bei den Anthropomorphen und dem Menschen durch Untersuchung mit Röntgenstrahlen. (Archiv für Anthropologie, 29. Nachfolge.)
10. Loos, Ursache des Längerwerdens der Zähne bei fehlenden Antagonisten. (Strassburg 1909.)
11. Roux, Wilhelm, Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, I. Band, funktionelle Anpassung. (Verlag Engelmann Leipzig 1895.)
12. — Terminologie der Entwicklungsmechanik der Tiere und Pflanzen. (Verlag Engelmann, Leizig 1912.)
13. Strasser, Hans, Lehrbuch der Muskel- und Gelenkmechanik, II. Band. (Verlag Springer, Berlin 1913.)

14. Triepel, Hermann, Einführung in die physikalische Anatomie. (Verlag Bergmann, Wiesbaden.)
15. — Architekturen der Spongiosa bei anormaler Beanspruchung der Knochen. (Anatomische Hefte, I. Abteilung, 75. Heft, 25. Band.)
16. — Über mechanische Strukturen. (Anatomischer Anzeiger, Band 23.)
17. Walkhoff, München, Der Unterkiefer der Anthropomorphen und der Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt. (Studien über Entwicklung und Schädelbau der Anthropomorphen. Herausgegeben von E. Selenka, Verlag Kreidel, Wiesbaden 1902.)
18. — Der menschliche Unterkiefer im Lichte der Entwicklungsmechanik. (Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde 1899/1900.)
19. Wolff, Julius, Das Gesetz der Transformation der Knochen. (Verlag Hirschwald, Berlin 1892.)
20. Zuckerkandl, Anatomie der Mundhöhle mit besonderer Berücksichtigung der Zähne. (Verlag Hölder, Wien 1891.)

ÜBER DIE HERKUNFT DES OHRKNORPELS DER MONOTREMEN.

VON

ELISABETH CORDS.

Mit 7 Figuren auf Tafel 3/5.

Während der Knorpel der äusseren Nase allgemein als ein Rest der ursprünglichen Nasenkapsel, also des Primordialschädels betrachtet wird, wie dies die Arbeiten von Spurgat (1896), Mihalkowicz (1896, 1898), Kallius (1813) und anderen in ausführlicher und übereinstimmender Weise dargetan haben, ist in den Anschauungen über die Genese der knorpeligen Teile des äusseren Ohres der Säugetiere eine Einigung bis jetzt nicht erzielt worden.

Ganz allgemein findet sich eine knorpelige Skeletunterlage im zuleitenden Abschnitt des Ohres erst bei den Säugern, und zwar schon bei den Monotremen in wohlentwickelter, wenn auch bei beiden Vertretern (Echidna und Ornithorhynchus) ziemlich differenter Form. Was bei niederen Vertebraten (Lacerta, Monitor, Ascalaboten, Vögeln [Eulen]) die äussere Ohröffnung als sog. Ohrfalte (Lacerta, Ascalaboten) von oben oder als Ohrklappe (Eulen) von vorne her umgibt bzw. teilweise bedeckt, ist lediglich eine Weichteilbildung, die sich aus Haut, Bindegewebe, Fett und Blutgefässen, bisweilen auch Muskeln aufbaut; nur beim Krokodil enthält sie auch einen Hautknochen (Wiedersheim, 1909).

Wie das äussere Ohr der Säuger sich nach der üblichen Anschauung aus Gehörgang und Ohrmuschel zusammensetzt, so lassen sich auch an seinem Knorpelskelet ein Gehörgangs- von einem Muschelknorpel unterscheiden. Letzterer zeigt, wie die Ohrmuschel überhaupt, eine reichere Variationsbildung worüber zahlreiche Arbeiten von Schwalbe (1889, 1897),

Schmidt (1902), Baum und Dobers (1905), Boas (1912) und anderen berichten.

Die Entwickelung des äusseren Gehörganges als einer Einsenkung im Gebiet der ersten äusseren Kiemenfurche zwischen den Auricularhöckern (His) kennen wir aus den Arbeiten zahlreicher Untersucher; ich nenne hier nur Zuckerkandl (1873), Moldenhauer (1877), Koelliker (1879), Kastschenko (1887), Schwalbe (1889), Dreyfuss (1893) und Hammar (1902). Ob dabei ein aktives Indietiefewuchern des Ganges oder eine Überwölbung durch die stark wachsenden benachbarten Kiemenbogenpartien der meistbeteiligte Faktor sei, wird verschieden beurteilt. Während z. B. Moldenhauer (1877), Urbantschitsch (1878), Kastschenko (1887) u. Dreyfuss (1893) ein Überwachsenwerden annehmen, treten Hammar (1902) und Gaupp (1908) für ein aktives Tieferwachsen des Ganges ein, was übrigens schon von Koelliker (1879) wenigstens als mitbeteiligter Vorgang angenommen wurde.

Die Bildung des äusseren Ohres aus den sog. Auricularhöckern[1]) (Colliculi branchiales externi) wurde schon von Schwalbe (1889) beim Menschen verfolgt, nachdem bereits frühere Untersuchungen von Moldenhauer (1897) bei Vögeln und Schwalbe (1892) bei Schildkröten[2]) ähnliches festgestellt hatten. Nach den Untersuchungen dieser Forscher bildet somit das äussere Ohr mit dem Gehörgang ein Compositum aus dem Material der beiden ersten Visceralbogen (Mandibular- und Hyalbogen), denen die Auricularhöcker angehören. Diese Herkunft aus zweifacher Quelle, wie sie ausser den oben genannten Forschern auch von Broman (1898, 1899) ver-

[1]) Gradenigo, welcher die Aurikularhöcker beim Menschen gleichfalls beobachtete, lässt aus ihnen nur den Boden der Fossa angularis (His) hervorgehen, die Ohrmuschel dagegen durch sekundäre Erhebungen des Mandibular- und Hyalbogens.

[2]) Dies ist um so auffälliger, als die Schildkröten im erwachsenen Zustande keine äusseren Gehörteile aufweisen.

treten wird, erfuhr Widerspruch durch Gegenbaur (1898, I, S. 909), der die Auricularbildungen ganz dem Hyoidbogen zuweisen möchte und für die einheitliche Herkunft des äusseren Ohres eintritt. Dass es sich bei den beiden Teilen: Ohrmuschel und Gehörgang um zwei morphologisch zusammengehörige Gebilde handele, wird ausser von Ruge (1898, S. 211 212) und Gegenbaur (siehe oben), denen auch die Zugehörigkeit der Ohrmuskulatur zum Facialis, dem Nerven des Hyoidbogens, dafür zu sprechen scheint, noch von Wiedersheim (1908, S. 190) betont.

Über die Herkunft des Stützgewebes in Ohrmuschel und Gehörgang liegen nur spärliche Angaben vor.

Kölliker (1879 pag. 752/753 lässt den Knorpel der Ohrmuschel schon früh als ein vom Primordialschädel ganz unabhängiges Gebilde entstehen, aus welchem der Gehörgangsknorpel durch Wucherung und unter Mitbeteiligung eines selbständig auftretenden Knorpelstückchens hervorgeht.

Schwalbe (1889, 1897) tritt für eine Entstehung des Ohrknorpels, den er beim Menschen zuerst im Beginn des 3. Embryonalmonats im oberen Teil der freien Ohrfalte (also in der Ohrmuschel) auftreten sah, aus dem indifferenten Material der die erste Kiemenfurche umgebenden Branchialbogen, d. h. des Unterkiefer- und Zungenbeinbogens ein. S. ist geneigt, den Ohrknorpel ebenso wie den in analoger Weise als Vorknorpel mittelbar unter dem Epithel entstehenden Epiglottisknorpel [1]) als „peripheren Knorpel“ dem Skeletknorpel (d. h. den Kiemenbogen) gegenüber zu stellen.

Ruge (1898) erklärte dagegen, auf Grund seiner Befunde an erwachsenen Exemplaren von Echidna und Ornithorhynchus eine Ableitung des knorpeligen Ohres vom Skelet des hyalen Viszeralbogens (Hyoidbogens) für wahrscheinlich. R stellte fest, dass der knorplige Gehörgang bei Echidna in einem sehr engen Zusammenhange mit dem zweiten primären Bogen des Viszeralskelett sich befindet, und zwar speziell mit dem dem Processus styloides entsprechenden Teil desselben. Weniger eng sind die Beziehungen bei Ornithorhynchus, wo sie nur noch eine enge Nachbarschaft des Hyoidbogens mit dem Meatus auditorius ext. darstellen; jede direkte Knorpelverbindung des Hyoidbogens mit dem äusseren Gehörgange fehlt, nur zwei stärkere Bänder verbinden beide Teile. R. streift zwar auch die Möglichkeit einer Entstehung des Ohrknorpels aus dem Integument, spricht auch gelegentlich die Ansicht aus (pag. 202), dass der fragliche Knorpel „ein Produkt der

[1]) Hierzu ist zu bemerken, dass Goeppert (1901 pag. 589) auch noch neuerdings den Knorpel der Epiglottis, wie Gegenbaur (1892), vom IV. Kiemenbogen ableitet.

Hautmuskulatur" sei, erwähnt aber die Arbeiten Köllikers und Schwalbes mit keinem Wort.

Denker (1901 pag. 634) erklärt kurz, Ruges Darstellung der Beziehungen des äusseren Gehörganges zum Hyoidbogen bestätigen zu können.

Auch Gegenbaur (1898 I pag. 909/910) trat — wohl auf Grund der Rugeschen Darstellung —, der Auffassung Schwalbes entgegen und sah „in dem betreffenden Skelet keine aus dem Integument entstandene Knorpelbildung, sondern den Hauptbestandteil des Apparates, für den der Hyoidbogen das erste Material lieferte".

Wiedersheim (1908 pag. 190) lässt es unentschieden, ob der Mutterboden des Ohrknorpels im oberen Ende des Zungenbeinbogens zu suchen sei.

Baum und Dobers (1905 stellen das Auftreten der ersten Knorpelzellen (bei Schweineembryonen von 1,5 cm LtSlg) dicht unter der Epidermis fest, während in der Tiefe das Knorpelgewebe ohne sichtbare Grenze in das embryonale Bindegewebe übergeht; aus dem zunächst zellenreicher werdenden Bindegewebe entsteht durch Ausscheidung von Chondrin aus diesen Zellen die Stützsubstanz der embryonalen Ohrmuschel.

Merkwürdigerweise gibt Broman (1898, 1899 pag. 620 u. 653) die Bildung des äusseren Ohres (beim Menschen) aus bestimmten Teilen der beiden ersten Viszeralbogen an. Nach seinen Untersuchungen werden — nach Abschnürung des Incus vom Mandibularbogen und des Interkalare vom Hyoidbogen — die Reste der lateralen Teile beider Bogen vom Viszeralskelet getrennt und bilden die Anlage des Knorpels des äusseren Ohres.

Dagegen findet Kallius (1910), wie er ausdrücklich hervorhebt, den Zusammenhang zwischen dem proximalen Ende des zweiten Schlundbogenknorpels und dem äusseren Gehörgang beim Schweineembryo „nicht sehr deutlich".

Ebenso erwähnt Gaupp (1908) nirgends, dass er einen Zusammenhang des Ohrknorpels mit der hyalen Skeletspange an den Embryonen von Echidna, welche er zur Darstellung der Schädelentwicklung benutzte, beobachtet hätte.

Da Beziehungen des äusseren Gehörganges zum Hyalbogenskelet in der Form, wie sie nach Ruge die Monotremen, speziell Echidna, im erwachsenen Zustande zeigen, meines Wissens bei keinem anderen Säuger beobachtet worden sind, erscheint es — auch im Hinblick auf die systematische Stellung der Monotremen — von Interesse gerade bei einem von diesen die embryonale Entwickelung der fraglichen Teile genauer zu verfolgen.

Durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Geheimrat Prof.




6
2.
1.
2.
6.
1a
7.
2.
3.
Fig. 7.

M. Fürbringer (Heidelberg) wurde ich in den Stand gesetzt, das seinerzeit von Semon gesammelte Material von Echidna aculeata zu einer genaueren Untersuchung benützen zu können. Es sei mir erlaubt, auch an dieser Stelle sowohl Herrn Geheimrat Prof. Fürbringer als auch Herrn Prof. Semon dafür meinen besten Dank aussprechen zu dürfen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Keibel (Strassburg) für seine freundliche Vermittlung, durch die ich die Erlaubnis zur Durchsicht der oben genannten Serien erhielt, zu Danke verpflichtet.

Für meine Zwecke verwendbar erwiesen sich die Serien Nr. 42 bis Nr. 51 a. Bei den jüngeren Embryonen war die Entwickelung sowohl des Hyalbogenskelets als auch des äusseren Gehörganges noch nicht weit genug vorgeschritten, um sie verwenden zu können. Modelle von den verschiedenen Entwickelungsstadien des epithelialen Gehörganges sowie des ihn umgebenden Gewebes, der Grundlage für den später hier auftretenden Knorpel des Ohrskelets, anzufertigen, musste ich unterlassen, 1. weil nur eine von den vorliegenden Serien mit einer Richtungsebene versehen war, 2. aber auch, weil das Modellieren von sog. „Blastemen“, um die es sich ja bei dem grössten Teil der darzustellenden Gebilde handelt, ein heikles und keine unanfechtbaren Resultate gewährendes Unternehmen ist.

Die ersten Anlagen des **Hyobranchialskelets** bei Echidna sind von Göppert (1901; Semon, Forschungsreisen, Bd. III) genau geschildert worden. Über die späteren Schicksale der Skeletelemente des Hyalbogens finden wir ausführliche Angaben auch bei Gaupp (1908; Semon, Forschungsreisen, Bd. III). Da die Resultate Gaupps an dem gleichen Material gewonnen wurden, das mir zur Untersuchung vorlag, habe ich neues über diesen Gegenstand nicht beibringen können und mein Augenmerk daher vor allem auf die Beziehungen des Cornu hyale zu den benachbarten Teilen, besonders zum äusseren Gehörgang gerichtet.

Bei Nr. 42, Nr. 43 und Nr. 43 a [1]) ist das Hyale noch blastematös, d. h. es besteht, wie der grösste Teil des übrigen Kopfskelets auch, aus sehr dicht angeordneten rundkernigen Zellen, welche sich von dem umgebenden lockeren Mesenchymgewebe durch dunklere Färbung abheben. Vom Zungenbeinkörper lateral und dorsal ansteigend lässt es sich erst bei Nr. 43 a bis zum lateralen Umfang der Ohrkapsel verfolgen, während es in den jüngeren Embryonen mit seinem dorsalen Ende sich im Mesenchym verliert.

Bei Nr. 44 ist der mittlere Abschnitt des Hyale bereits von jungem Knorpel gebildet und auch in dem oberen, mit der Crista parotica zusammenhängenden Teil findet sich ein selbständiger Verknorpelungspunkt. Der zwischen den beiden Knorpelherden liegende Abschnitt wird dort, wo er in die Nähe des oberen Endes des Meckelschen Knorpels kommt, sehr undeutlich und ist schlecht vom umgebenden Gewebe abgrenzbar. Auch bei dem folgenden Präparat, Nr. 45 a [2]), findet sich noch ein Stück — etwa auf der Grenze von zweitem (mittlerem) und drittem (lateral-dorsalem) Drittel — in blastematösem Zustande, während in Nr. 45 die ganze Spange des Hyale aus Vorknorpel, zum Teil auch — ungefähr den im vorigen Präparate jungknorpeligen Partien entsprechend — bereits aus hyalinem Knorpel gebildet wird. Mit der Crista parotica ist das Hyale von jetzt ab homokontinuierlich (d. h. hyalinknorpelig) verschmolzen; ob ein „Intercalare" (Schaltstück) die Verbindung herstellt, konnte Gaupp (1908) nicht entscheiden. Im wesentlichen das gleiche Bild bietet Nr. 46, doch tritt von diesem Stadium an das Hyale, bevor es mit der Crista parotica verschmilzt, noch an einer zweiten Stelle mit der Ohrkapsel in Verbindung: zwischen der Fenestra vestibuli und Fenestra cochleae nämlich steht es in bindegewebigem Zusammen-

[1]) In der Serienbezeichnung als „etwas älter als 43" aufgeführt.

[2]) In der Serienbezeichnung als „etwa wie 45" bezeichnet, ist entschieden jünger als Nr. 45.

hang mit der Unterfläche der Ohrkapsel. Diese Verbindung wird noch inniger (fast eine knorpelige Verschmelzung nach Gaupp) im folgenden Stadium, Nr. 47. Die Strecke des Hyale, welche zwischen den beiden eben genannten Verbindungspunkten mit der Ohrkapsel liegt, bildet die lateral-orale Umgrenzung der Austrittsöffnung des Canalis facialis, so das Foramen stylomastoideum primitivum (für Facialis und Vena capitis lat.) mit begrenzend.

In Nr. 48 und Nr. 48 a ist die Stelle der Verbindung des Hyale mit der Ohrkapsel (dicht hinter der Fenestra vestibuli) durch einen median-caudalwärts vorspringenden Höcker noch deutlicher ausgeprägt (s. Fig. 4). Sehr gut ist die Gestalt und Verlaufsrichtung des Cornu hyale in diesem Stadium an dem Gauppschen Modell zu erkennen; man vergleiche zu diesem Zwecke die Tafelfiguren 7, 8 und 10 der betreffenden Arbeit von 1908.

Von Nr. 49 an findet sich ausser den schon genannten zwei Verbindungen des Hyale mit der Ohrkapsel noch eine dritte, so dass von jetzt ab an drei Stellen Beziehungen dieser beiden Skeletteile zueinander zu unterscheiden sind: von medial nach lateral — d. h. in der umgekehrten Reihenfolge ihres Zustandekommens — verfolgt, lagert sich das Hyale zunächst hinter der Fenestra vestibuli dem ventralen Umfang der Ohrkapsel (Pars cochlearis) innig an, durch Bindegewebe fest mit ihr verbunden. Die zweite Anlagerung findet sich etwas ventral dazu, und von hier aus biegt dann das Hyale, annähernd horizontal, lateralwärts zur Crista parotica um, mit der es drittens homokontinuierlich verschmilzt. Der zwischen den zwei zuerst genannten Verbindungsstellen und der Ohrkapsel gelegene, von lockerem Bindegewebe erfüllte Raum ist von Denker (1901) als Cavum craniotympanale bezeichnet worden. Gaupp (1908) hebt die dreifache Verbindung des Hyale mit der Ohrkapsel besonders hervor, ebenso wie das

frühere Entstehen der ventralen, oben unter zwei genannten Verbindung.

Die von Ruge (1898) beschriebene plattenförmige Verbreiterung des medial-oberen Endes des Hyale, welche die Verbindung mit dem Knorpel des äusseren Gehörganges herstellt, ist an den vorliegenden Stadien (noch?) nicht zu konstatieren, auch lässt sich nicht sagen, welcher von den beiden oben unter 1 und 2 aufgeführten Anlagerungsstellen sie entspricht. Gaupp (1908, S. 743) erklärt die auffallende freie Lage des oberen Endes des Hyale damit, dass das Tympanicum seine primitive Ringform beibehält und es somit nicht zur Bildung einer gesonderten Paukenhöhle und eines dritten Abschnittes des Facialis-Kanales kommt. Auch eine festere Verbindung mit dem Paukenring (Ruge) ist weder in diesem noch in den folgenden Stadien anzutreffen; sie ist also jedenfalls ein relativ recht später Erwerb, da sie auch bei Nr. 51 a noch nicht angedeutet ist.

Die anschliessenden Nr. 50 und Nr. 51 a bieten nichts Neues mehr. Eine Gliederung des hyalen Skeletstabes in drei Teile, wie sie Ruge (S. 206) an seinen Präparaten schildert, ist bei Nr. 50 noch nicht zu erkennen; bei Nr. 51 a findet sich in der ventralen Hälfte eine Stelle, an welcher der Knorpel Resorptionsvorgänge zu zeigen scheint, wodurch vielleicht die Abgliederung des unteren und mittleren Abschnittes voneinander angedeutet ist; doch lässt sich aus Mangel an älteren Entwickelungsstadien nichts Bestimmtes darüber ausmachen.

Der äussere Gehörgang bildet bei den jüngsten der untersuchten Stadien Nr. 42 und Nr. 43 erst eine kleine, nur über wenige Schnitte sich erstreckende, solide Epitheleinsenkung, etwas oral von dem steil nach abwärts verlaufenden hinteren Hauptstamm (Ram. hyomandibularis) des Facialis gegelegen. Auch bei Nr. 43 a[1]) reicht der Gang nur eine kurze

[1]) In der Serienbezeichnung als „etwas älter als 43“ bezeichnet.

Strecke in die Tiefe. Eine äussere Ohröffnung dürfte bei den beiden jüngsten Embryonen bei Betrachtung von aussen kaum zu erkennen sein, da die Ränder des Gehörganges sich nicht merklich über die Umgebung erheben und eine beginnende Aushöhlung des Ganges erst bei Nr. 43 a in Gestalt eines ganz kleinen Grübchens, welches der Ohrmuschelgrube Hammars entspricht, bemerkbar wird.

Im Stadium der Nr. 44 reicht der Gang schon eine ziemliche Strecke weiter in die Tiefe, auch ist hier schon die Stelle des zukünftigen Trommelfelles mit der blastematösen Hammeranlage zwischen Gehörgang und Paukenhöhle zu erkennen. Die scheinbar beträchtliche Weite dieses Gehörganges, wie sie z. B. Fig. 1 bei * zeigt, bin ich allerdings geneigt, auf starke Schrumpfung des umgebenden Mesenchyms zurückzuführen, da das abgehobene Epithel dort, wo es erhalten ist, einen schmalen und soliden Epithelstreifen darstellt, der keine Spur von Lichtung in seinem Innern aufweist und auch in den späteren, besser erhaltenen Präparaten der Gang stets solide ist; auch die starke Faltenbildung der Haut, besonders in den dorsalen Teilen des Embryo, scheint mir für solch eine starke Schrumpfung zu sprechen. An dem epithelialen Gang zeigt auch hier nur das äusserste Ende eine kleine trichterförmige Einsenkung, welche in der annähernd senkrecht zur Längsachse des Kopfes stehenden, den Gehörgang repräsentierenden Platte liegt. Durch Verdickung der Ränder dieses Grübchens, besonders des aboralen, wird die äussere Ohröffnung etwas mehr hervorgehoben; doch ist auch hiervon sicherlich noch ein Teil auf Schrumpfung des umliegenden Mesenchymgewebes zu setzen, da in späteren Stadien wieder weniger von solch einer Erhebung zu sehen ist.

Auch bei Nr. 45 a und Nr. 45 bildet der epitheliale Gehörgang einen soliden, in der Richtung von der Schnauze gegen den Nacken hin abgeplatteten Strang, der unter mehrfachen leichten Krümmungen medialwärts in die Tiefe gegen den

Rachen verläuft. Eine Gehörgangsplatte, Lamina epithelialis meatus (Hammar), welche im vorigen Präparat noch kaum angedeutet war, ist hier, wenn auch noch klein, so doch deutlich an dem medialen Ende des Ganges, zwischen Hyale und Hammerblastem und gegenüber dem dorsal-caudalen Zipfel der Paukenhöhle, zu erkennen.

Das den Gang umgebende Mesenchymgewebe, in dem sich später der Gehörgangsknorpel findet, zeigt noch durchaus indifferenten Charakter; es bildet ein dichter angeordnetes Bindegewebe, welches sich nur durch seinen Kernreichtum und seine intensivere Färbung von dem übrigen Gewebe abhebt und, was besonders hervorzuheben ist, sehr scharf von dem in seiner Nachbarschaft jungknorpeligen Hyale zu unterscheiden ist (siehe Fig. 2).

Bei der folgenden Nr. 46 zeigt vor allem die Gehörgangsplatte eine wesentliche Weiterentwickelung, indem sie als kompliziertes Gebilde sich mit mehrfachen Fortsätzen (siehe Fig. 3) an die lateral-ventrale Wand der Paukenhöhle resp. an das zukünftige Trommelfell mit dem Hammer heranschiebt. Das Gehörgangblastem — so will ich der Kürze wegen das den epithelialen Gehörgang umgebende, die Grundlage für den späteren Gehörgangsknorpel bildende Gewebe nennen — beginnt von jetzt ab in seinen lateralen Partien sich deutlicher von der Umgebung abzuheben. Während es mit seinen lateralen Teilen besonders am caudal-dorsalen Umfang des epithelialen Ganges hervortritt, umgibt es mit seinen tieferen, d. h. medialen Abschnitten den Epithelstrang mehr gleichförmig von allen Seiten. Dabei ist es nicht gleichmässig dicht, sondern weist in seiner lateralen Hälfte eine entschieden grössere Dichte und weiter vorgeschrittene Entwickelung auf. Ausserdem zeigt es, gleichfalls im lateralen Abschnitt besonders deutlich, Lücken, welche wohl die erste Andeutung der später zu beobachtenden Spangenbildungen am Knorpel darstellen.

Der epitheliale Gehörgang bietet auch auf den folgenden Stadien Nr. 47, Nr. 48 und Nr. 48a im wesentlichen das gleiche Bild, d. h. er stellt auch weiterhin eine grösstenteils solide, von lateral-dorsal nach medial-ventral hin verlaufende und von vorn nach hinten zusammengedrückte, bandartige Platte vor, welche mit mehrfachen Krümmungen in die Tiefe geht und in der immer komplizierter sich entfaltenden Gehörgangsplatte gegenüber der Paukenhöhle endet. Bei Nr. 48a zeigt der Gehörgang stellenweise ein Lumen, welches jedoch nicht bis an die Körperoberfläche reicht. Da aber der Gang in den folgenden Stadien, bis Nr. 51a, wieder solide gefunden wird, scheint es sich hier um eine individuelle frühzeitige Lumenbildung zu handeln, welche nicht als Regel zu betrachten ist.

Bei Nr. 49 beginnt von der lateralen Seite her eine Aushöhlung des Ganges, die bei Nr. 50 und Nr. 51a weitere Fortschritte macht, so dass die äussere Ohröffnung von nun an einen langen und schmalen Schlitz bildet, welcher mit seinem oral-ventralen Ende weit — bis fast zur Schulter — an dem nur kurzen Halse herabreicht. Diese weit ventrale Lage der äusseren Ohröffnung, die auch von Gaupp (1908) betont wird, scheint für eine Ableitung der Fossa conchae (Ohrmuschelgrube [Hammar]) von der ventralen Partie der ersten Schlundfurche zu sprechen, wenn auch der Gehörgang als solcher sicherlich, wie dies Hammar (1902) angibt, eine sekundäre Bildung vorstellt.

Das Gehörgangblastem besteht auch bei Nr. 47 nur aus dichtgedrängten, rundkernigen Zellen von intensiver Färbbarkeit; Knorpelgewebe ist auch in den centralen Teilen noch nicht darin entwickelt. Es umgibt im medialen Abschnitt rinnenförmig von hinten-unten her den epithelialen Gehörgang, im lateralen Abschnitt auch auf den dorsalen Umfang desselben übergreifend. Von Nr. 48 an nimmt das Blastemgewebe stellen-

weise, besonders in den lateralen Partien, Vorknorpelcharakter — noch keine Kapselbildung — an; ausserdem umgibt es jetzt gleichmässiger von allen Seiten den Gehörgang. Nirgends aber, auch an den Stellen der nächsten Annäherung nicht, ist ein Übergang des Vorknorpels im Gehörgangblastem in die Knorpelsubstanz des Hyale zu konstatieren; beide Gebilde sind vielmehr nur durch ihre Perichondrium-Umhüllungen miteinander verbunden.

Bei Nr. 49 zeigt das den Gehörgang umgebende Blastemgewebe stellenweise in seinen centralen Partien schon Umwandlung in Knorpel. Auch ist in diesem Differenzierungsstadium die Spangenbildung, wie sie von Ruge (1898) und Denker (1901) beschrieben worden ist, deutlich zu erkennen (s. Fig. 6). Ausserdem hat die Umschliessung des epithelialen Ganges Fortschritte gemacht, indem die blastematöse oder vorknorpelige Masse den Gang an der Grenze des lateralen und mittleren Drittels seiner Länge in ziemlicher Ausdehnung bereits röhrenförmig ringsherum umgibt. Das lateral von dieser Stelle gelegene äussere Ende des fraglichen Gewebes ist wohl als der Vorläufer des Ohrmuschelknorpels anzusprechen, da bei den Monotremen die Ohrmuschel nach den Darstellungen von Ruge (1898) und Denker (1901) niemals über die Körperoberfläche hervorragt. Dagegen erscheint es mir fraglich, ob man eine kleine, bei Nr. 49 am ventralen Rande der Ohröffnung auftretende Falten- oder Wulstbildung als häutige Ohrmuschel betrachten darf, da sie keine verdichteten Blastemmassen enthält. In den lateralen Teilen des Gehörgangsblastems ist auch die Knorpelbildung viel weiter vorgeschritten, während die spärlicheren Massen um die tiefen, d. h. medialen Teile des Gehörganges (also in der Nähe der Paukenhöhle) noch vorknorpelig oder bindegewebig sind. Am epithelialen Gehörgang fällt hier, in noch höherem Masse aber bei den folgenden Embryonen, die ungemein starke Längenausdehnung auf, welche

auch auf den Figuren 2 und 3 bei Ruge (S. 209) deutlich zu erkennen ist. Gegenbaur (1898, I, S. 908) führt die Länge des Gehörganges auf die Mächtigkeit der umgebenden Weichteile, speziell des kräftigen Hautmuskels zurück. Dass nichtsdestoweniger der epitheliale Gehörgang als ein selbständig wachsendes Gebilde zu betrachten ist, wie dies Hammar (1902) und Gaupp (1908) aussprechen, wurde schon eingangs erwähnt. Auch der Umstand, dass der Gang bei Echidna entsteht, ohne dass es zur Bildung von äusseren Gehörteilen (Ohrmuschel) kommt, scheint mir für ein solch selbständiges Auswachsen desselben zu sprechen.

Während in den vorliegenden Präparaten, also bis weit ins postembryonale Leben hinein, der äussere Gehörgang mit einer Ausnahme (Nr. 48 a) stets solide gefunden wurde und man somit annehmen kann, dass er normalerweise erst spät ausgehöhlt wird, weist im Gegensatz dazu die Tube mit der Paukenhöhle von Anfang an ein weites Lumen auf, welches nur durch desquamiertes Epithel stellenweise erfüllt ist. Die Kürze und Weite beider Hohlräume hat wohl auch die früheren Angaben (z. B. Rüdinger [1870]) über ihr Fehlen bei Monotremen veranlasst. An dem ältesten von mir untersuchten Exemplar, Nr. 51 a, fällt noch der schon von Eschweiler (1899) hervorgehobene Drüsenreichtum der Tubenwand in die Augen; Knorpelbildung ist dagegen in der häutig-fibrösen Wandung nicht zu beobachten. Da nach Eschweiler (1899) und Denker (1901) später einzelne Knorpelpartien darin vorkommen, müssen diese also gleichfalls erst sehr spät entstehen.

Nr. 50 zeigt im allgemeinen keine bemerkenswerten Fortschritte, dagegen tritt bei Nr. 51 a nicht nur im lateralen, sondern auch im medialen Abschnitt des Gehörgangblastems Knorpel auf. Nirgends aber findet sich eine andere Verbindung mit dem Hyalbogen als in der schon beschriebenen Form durch

Perichondrium und Bindegewebe; es wird im Gegenteil mit der fortschreitenden geweblichen Differenzierung die Unabhängigkeit der beiden Skeletelemente immer deutlicher (Fig. 7), ebenso wie die Spangen- oder Fortsatzbildungen der Gehörgangsplatte. Bemerkenswert ist noch, dass es sich — soweit die nicht spezifisch gefärbten Präparate erkennen lassen — nicht um elastischen Knorpel handelt und dass derselbe sich — wohl als Zeichen seines noch nicht abgeschlossenen Wachstums — nicht scharf gegen das umhüllende Bindegewebe abgrenzt, wie dies bei den anderen knorpeligen Skeletteilen schon längst der Fall ist.

Über den Ohrknorpel bei Echidna im erwachsenen Zustande berichten Westling (1889), Ruge (1898), Eschweiler (1899), Denker (1901).

Nach Ruges ausführlicher Darstellung zeigt das obere Ende des Hyale, wie schon Seite 252 erwähnt, bevor es sich, lateral umbiegend, mit der Ohrkapsel verbindet, dort, wo es dem Anulus tympanicus und dem Trommelfell am nächsten kommt, eine plattenförmige Verbreiterung, welche den Hauptbestandteil „jener festen basalen Schlussplatte[1]) des blindgeendigten Anfangsstückes des äusseren Gehörganges" darstellt. Gegen das eigentliche Hyale ist diese Schlussplatte durch eine weissliche Linie abgegrenzt, während sie lateralwärts durch eine schmale Knorpelbrücke mit dem Knorpel des Gehörganges zusammenhängt.

Diesen Befunden am Erwachsenen gegenüber muss festgestellt werden, dass an dem vorliegenden Material, ausser in ganz jungen Entwickelungsstadien, sich nirgends eine Verbin-

[1]) Man hat also zu unterscheiden eine „tympanale Schlussplatte" (Ruge), welche dem knorpligen Gehörgang angehört, von einer „Gehörgangsplatte" (Hammar), welche das Endstück des epithelialen Gehörganges bildet. Dazu kommt noch die „Stammplatte" (Ruge), welche den Hauptbestandteil des knorpligen Gehörganges darstellt, von der aus die bereits mehrfach erwähnten Spangenbildungen ihren Ausgang nehmen.

dung des Gehörgangblastems mit dem Hyalbogen findet, dass also nichts vorliegt, was etwa als Anzeichen von genetischen Beziehungen beider Anlagen zueinander oder für die Ableitung des einen vom andern Gebilde zu deuten wäre. In diesen eben erwähnten jüngeren Stadien aber handelt es sich um Gewebe, welche noch mehr oder minder indifferent sind, von denen man also nicht ohne weiteres sagen kann, dass sie die Anlage dieses oder jenes bestimmten Organes darstellen. Jedenfalls sind bei etwas weiter entwickelten Embryonen beide Teile deutlich voneinander getrennt, und zwar wird, wie schon erwähnt, diese Trennung um so deutlicher, je weiter die Differenzierung der Organe und Gewebe fortschreitet. Ausserdem beginnt die Verknorpelung in den lateralen Teilen des Gehörgangblastems, also getrennt und relativ weit entfernt von dem schon viel früher zu gleicher Höhe der Entwickelung differenzierten Hyale, was auch nicht gerade für einen genetischen Zusammenhang beider spricht.

Die definitiven engen Beziehungen des knorpeligen Gehörganges zum Hyale, wie sie zuerst von Ruge (1898) dargestellt wurden, sind also sicher als sekundäre Bildungen zu betrachten, welche augenscheinlich erst sehr spät, d. h. erst im postembryonalen Alter[1]) sich entwickeln. Wo alsdann die Grenze zwischen Zungenbeinbogen und Gehörgangsknorpel verläuft, ob an der Stelle, die durch die quere, weissliche Linie (siehe Fig. 1 bei Ruge) markiert, von Ruge als „der Ausdruck einer begonnenen Abgliederung des tympanalen Plattenstückes" angesehen wird, oder lateral davon in Gestalt der schmalen Verbindungsbrücke zum eigentlichen Gehörgangsknorpel, muss dahingestellt bleiben; doch scheint es mir nach den Bildern, die Nr. 51a bietet (s. Fig. 7), als wenn die spätere Grenze an der durch die weissliche Linie angedeuteten Stelle liegt. Das

[1]) Nr. 46 wird von Gaupp (1908) als „eben geboren", Nr. 47 in der Serienbezeichnung als „Beuteljunges" aufgeführt.

lateral-ventral von der epithelialen Gehörgangsplatte sich erstreckende Gewebe ist gegen den Hyalbogen durch dessen Perichondrium scharf abgesetzt, während es in das den Gehörgang umgebende Mesenchym ohne Grenze übergeht und, soweit letzteres nicht schon knorpelig differenziert ist, auch in seinem Charakter ganz mit ihm übereinstimmt.

Danach bin ich geneigt, diese letzte Strecke des den epithelialen Gehörgang (d. h. die Gehörgangsplatte) begleitenden Gewebes für die Anlage der später auftretenden tympanalen Schlussplatte Ruges zu halten, welche somit als das zuletzt differenzierte Stück des knorpeligen Gehörganges und als nicht zum Hyale gehörig zu betrachten ist. — Es entwickelt sich also der knorpelige wie der epitheliale Gehörgang, dem er zur Stütze dient, von lateral (aussen) nach medial (innen).

Ebensowenig wie der Rugeschen Anschauung von der genetischen Zusammengehörigkeit des Ohrknorpels mit dem Zungenbeinapparat vermag ich aber die von Broman (1898, 1899, beim Menschen) konstatierte ontogenetische Entstehung des Ohrknorpels aus Teilen der beiden ersten Visceralbogen für bewiesen zu halten, da ein prinzipieller Unterschied in der Herkunft des Ohrknorpels bei Echidna und beim Menschen nicht annehmbar ist. Ich muss mich vielmehr der Auffassung von Koelliker, Schwalbe und Münch anschliessen, wonach der Knorpel des äusseren Ohres als sog. „peripherer Knorpel“ (Schwalbe) im Bindegewebe entsteht, und zwar im wesentlichen, wie es scheint, nach der von Baum und Dobers geschilderten Weise. Über die Herkunft der Chondroblasten, ob sie Gebilde sui generis darstellen, die nur früher als solche nicht erkennbar sind, oder ob sie durch Umwandlung aus Bindegewebszellen hervorgehen, kann vorläufig nichts entschieden werden [1]). Dass sie, in analoger Weise wie die Knorpel-

[1]) Eine Parallele zu der Entstehung des Knorpels des äusseren Ohres bietet die Genese des Knorpels der Tuba Eustachii, welcher nach Kölliker

zellen des Hyoidapparates, letzten Endes dem Mesenchymgewebe, und zwar dem Mesenchym der beiden ersten Schlundbogen entstammen, ist selbstverständlich; doch ist es unmöglich festzustellen, wie gross der Anteil eines jeden der beiden Bogen an dem Muschel- und Gehörgangsknorpel ist, da eine Abgrenzung des Materials der fraglichen Bogen in dem Stadium, in dem der epitheliale Gehörgang in die Tiefe wächst, nicht mehr zu bemerken ist. Eine direkte Ableitung irgend eines Teiles des Ohrknorpels vom Hyale halte ich für ganz ausgeschlossen. In diesem Zusammenhange sei auch an Gaupps[1]) Auffassung erinnert, welcher ausdrücklich betont, dass „das Auftreten von Knorpelgewebe überhaupt ein Moment ist, das in seiner Bedeutung, so wichtig dieselbe ist, doch auch nicht überschätzt werden darf. Es geht sicherlich zu weit, wenn man sich bemüht, alle Verknorpelungen, die irgendwo auftreten, durchaus als Dervivate des Achsen- oder Kiemenskelets nachzuweisen. Auch ganz lokal und selbständig kann Knorpelgewebe entstehen, wie es unter anderem die sekundären Knorpelbildungen bei der Entstehung von Deckknochen zeigen."

Auch die von Ruge (1898) und Gegenbaur (1898, I, S. 909) hervorgehobene und zugunsten der von ihnen vertretenen Ableitung des Ohrknorpels vom Hyalbogen verwertete Zugehörigkeit der Ohrmuskeln zum Facialis ist meines Erachtens von geringerer Bedeutung, wenn wir bedenken, dass auch die gesamte mimische Muskulatur, deren Verbreitungsgebiet so ziemlich den ganzen Kopf umfasst, ursprünglich dem Hyalbogen zugehört.

(1879 pag. 750) beim Menschen erst im 4. Monat als isoliertes, oben und medianwärts gelegenes Plättchen auftritt und gleichfalls „kein Teil des Primordialschädels zu sein scheint".

[1]) Gaupp in Hertwigs Handbuch d. Entwicklungsgeschichte. 1906. Bd. III. pag. 593.

Die von Ruge (1898, S. 203) aufgeworfene Frage, welches Gebilde — Ohrmuschel oder Gehörgang — das ältere sei, ist nach meinen Befunden dahin zu beantworten, dass, wenigstens bei Echidna, die lateralen Teile des Ohrskelets früher erscheinen als die medialen, was nicht nur hinsichtlich ihres ersten Auftretens (= Sichtbarwerdens) gilt, sondern auch in bezug auf die Differenzierung des Knorpels. Ruge (1898, S. 212) ist allerdings geneigt, „die vor kurzem erfolgte Umwandlung eines Teiles der Knorpelwand des äusseren Gehörganges in die knorpelige Ohrmuschel" anzunehmen, doch scheint nach den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von Koelliker (1879), Schwalbe (1889), Baum und Dobers (1905) die frühere Entstehung des Muschelknorpels auch bei anderen Säugern die Regel zu sein. Wenn man also nicht ein cänogenetisches früheres Auftreten der lateralen Teile, auf Grund grösserer funktioneller Wichtigkeit vielleicht, annehmen will, muss man die knorpelige Ohrmuschel als die ältere Bildung betrachten.

Die Einheitlichkeit des Gehörgangs- und Muschelknorpels, welche namentlich von Münch (1897) betont wird, scheint mir auch für Echidna zu gelten. Gegenbaur (1898, I, S. 906) liess die Frage offen, ob die Aurikel „nicht etwa aus Concrescenz mehrfacher Knorpelspangen entstanden sei"; auch Ruge (1898, S. 210, 212) fand keine sicheren Anzeichen, welche auf eine Zusammensetzung der Gehörgangs-Stammplatte oder des Muschelknorpels aus mehreren Spangen oder Gliedstücken hindeuteten. Die ontogenetischen Befunde an dem mir vorliegenden Material sprechen jedenfalls nicht gegen eine Entstehung aus einer ursprünglich einheitlichen Anlage. Wenn auch die Umwandlung in Knorpelgewebe an mehreren Stellen der blastematösen Anlage einsetzt und diese letztere, wie schon gesagt, wohl mit ziemlicher Sicherheit zwei Kiemenbogen angehört, so ist doch der Ohrknorpel als ein zusammengehöriges

Ganzes zu betrachten in demselben Sinne, wie wir z. B. die einzelnen Wirbel als einheitliche Organe betrachten.

Ruge (1898) neigt weiterhin, entsprechend seiner Auffassung über die Genese des knorpeligen Ohrskelets, dahin, das Verhalten von Echidna (engerer Zusammenhang mit dem Hyoidbogen) für primitiver zu halten als das von Ornithorhynchus (Trennung vom Hyoidbogen).

Nach meinen Befunden könnte es nun gerade umgekehrt erscheinen, als ob man nämlich in den weniger nahen Beziehungen bei Ornithorhynchus das primitivere Verhalten zu sehen hat, während die engere Verbindung bei Echidna als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten ist. — Genealogische Folgerungen hieran zu knüpfen, möchte ich aber unterlassen, weil nur ein Organ der Untersuchung diente, obgleich Boas (1912) dem Ohrknorpel einen bedeutenden systematischen Wert zuschreiben möchte. Und wenn Gegenbaur (1898, I, S. 908) betont, dass die Länge des äusseren Gehörganges bei Echidna auf eine weite Entfernung von dem primitiven Zustande hindeute, so möchte ich dies, da eine direkte Anknüpfung an die Zustände bei Reptilien (und Vögeln) ausgeschlossen ist, gleichfalls als ein weiteres Zeichen für die isolierte Stellung der Monotremen und ihre weite Entfernung von der Wurzel des Säugerstammes auffassen.

Resultate.

Der Knorpel des äusseren Ohres (Muschel- und Gehörgangsknorpels) bei Echidna nimmt seine Entstehung in dem den epithelialen Gehörgang umgebenden Gewebe.

Ein Zusammenhang mit dem Hyale ist in den untersuchten, bis weit ins postembryonale Leben reichenden Stadien nicht festzustellen.

Jedenfalls tritt die Verknorpelung, unabhängig vom Hyale, an verschiedenen Punkten des umhüllenden Gewebes auf, und zwar zeigen die lateralen Teile (entsprechend der Ohrmuschel) einen Vorsprung in der Entwickelung gegenüber den medialen; danach scheint also die Ohrmuschel der ältere Teil zu sein.

Ob und wann bei Echidna eine Umwandlung des hyalinen Ohrknorpels in elastischen Knorpel erfolgt, kann an dem vorliegenden Material nicht entschieden werden.

Es liegen keine Anzeichen vor, welche dafür sprechen, dass Ohrmuschel- und Gehörgangsknorpel durch Concrescenz einzelner Knorpelspangen entstehen.

Der epitheliale äussere Gehörgang ist, wie dies schon Hammar und Gaupp annahmen, mit grösster Wahrscheinlichkeit als ein selbständig wachsendes Gebilde zu betrachten.

Gross-Krusza, den 15. August 1917.

Figurenerklärung zu Tafel 3/5.

Alle Figuren sind bei 51 facher Vergrösserung (Leitz, Ocular 1, Objektiv 3) gezeichnet und dann auf $^2/_3$ verkleinert worden; zeigen also jetzt 34 fache Vergrösserung.

Bezeichnungen für alle Figuren:

1 = epithelialer Gehörgang,
1a = Gehörgangplatte,
2 = Gehörgangblastem, resp. Ohrknorpel,
3 = Hyale.
4 = Crista parotica,
5 = Meckelscher Knorpel,
6 = Tube mit Paukenhöhle,
7 = Tympanicum.

Fig. 1. Echidna Nr. 44. Zwischen äusserem Gehörgang (1) und Paukenhöhle (6), das Trommelfell mit der Hammeranlage, darüber das Hyale (3). Der weite mit * bezeichnete Raum, der die Reste des epithelialen Gehörganges (1) enthält, ist sicher eine Folge der starken Schrumpfung.

Fig. 2. Echidna Nr. 45. Beginnende Blastemverdichtung (2) um den epithelialen äusseren Gehörgang (1).

Fig. 3. Echidna Nr. 46. Blastemverdichtungen (2) um äusseren Gehörgang (1) und Gehörgangsplatte (1 a).

Fig. 4. Echidna Nr. 48 a. Oberes Ende des Hyale (3) kurz vor seiner Verbindung mit der Crista parotica (4).

Figg. 5. u. 6. Echidna 49. Knorpelbildung im Blastem (2), das den äusseren Gehörgang (1) umgibt; im Knorpel Andeutungen der Spangen- und Leisten-Bildungen.

Fig. 7. Echidna Nr. 51 a. Zwischen Gehörgangsplatte (1 a) und Paukenhöhle (6) das Trommelfell mit dem Hammer; unter der Gehörgangsplatte Gewebeverdichtung (2) = Ruges „tympanaler Schlussplatte“; letztere ohne nähere Verbindung mit Hyale (3) oder Tympanicum (7).

Literaturnachweis.

Baum und Dobers, Die Entwicklung des äusseren Ohres bei Schwein und Schaf. Anat. Hefte (Merkel-Bonnet) Bd 28. 1905.

Broman, J., Über die Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verhandlg. Anat. Ges. 1898.

— Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte (Merkel-Bonnet) Bd. 11. 1899.

Boas, J. E V., Ohrknorpel und äusseres Ohr der Säugetiere. Kopenhagen 1912; nach Referat in Schwalbes Jahresbericht.

Denker, A., Zur Anatomie des Gehörganges der Monotremen. Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. 3. 1901.

Dreyfuss, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohres und des Trommelfelles des Menschen und der Säugetiere. Morph. Arbeiten (Schwalbe) Bd. 2. 1893.

Ellenberger-Baum, Handbuch der vergleich. Anatomie der Haustiere. 1903.

Eschweiler, Zur vergleich. Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohres verschiedener Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1899.

Gaupp, E., Die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. 3. 1906.

— Zur Entwicklungsgeschichte und vergleich. Morphologie von Echidna aculeata. Semon, Zoolog. Forschungsreisen. Bd. 3. 1908.

Gegenbaur, C., Die Epiglottis. 1892.

— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. 1898.

Gradenigo, G., Die Formentwicklung der Ohrmuschel mit Rücksicht auf die Morphologie und Teratologie derselben. Zentralbl. f. d. med. Wissenschaften. 1888.

Goeppert, E., Beiträge zur vergleich. Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, etc. Semon, Zoolog Forschungsreisen. Bd. 3. 1901.

Hammar, J. A., Studien über die Entwicklung des Vorderdarmes und einiger angrenzender Organe. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 59. 1902.

His. W., Anatomie menschlicher Embryonen. Teil 3. Leipzig 1885.

Kallius, E., Beiträge zur Entwicklung der Zunge III. Anat. Hefte. Bd. 41. 1910.

Kastschenko, N., Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 30. 1887.

Kölliker, A. v., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. 1879.
Michalkowicz, V. v., Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Heymanns Handbuch der Laryngologie u. Rhinologie. Bd. 3. 1896.
Moldenhauer, W., Zur Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres. Morph Jahrb. Bd. 3. 1877.
Münch, F. E., Über die Entwicklung des Knorpels des äusseren Orhes. Morph. Arbeiten (Schwalbe). Bd. 7. 1897.
Ruge, G., Das Knorpelskelet des äusseren Ohres der Monotremen — ein Derivat des Hyoidbogens. Morph. Jahrb. Bd. 25. 1898.
Schmidt, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Ohrmuschel verschiedener Säugetiere. Dissert. Leipzig 1902.
Schwalbe, E., Über die vergleichende Anatomie u. Entwicklungsgeschichte des Ohrknorpels. Deutsche med. Wochenschr. Bd. 15. 1889.
— Über Aurikularhöcker bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. 6. 1892.
— Das äussere Ohr. Bardelebens Handbuch der Anatomie Bd. 5. 1897.
Spurgat, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- u. Schnautzen-Knorpel des Menschen und der Tiere. Morph. Arbeiten. Bd. 5. 1896.
Urbantschitsch, V., Das Lumen des äusseren Gehörganges bei Embryonen und Neugeborenen. Mitteilungen a. d. embryolog. Inst. Wien. Bd. 1. 1878;
Westling, Ch., Anatomische Untersuchungen über Echidna. Bihang til. Kon. Svenska Vetenskap. Akademiens Handlinger. Bd. 15. 1889.
Wiedersheim, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 1908.
— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere 1909.
Zuckerkandl, E., Zur Entwicklung des äusseren Gehörganges. Monatschr. f. Ohrenheilkunde. 1873. Nr. 3.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bern.

ÜBER EIGENTÜMLICHE VORGÄNGE IN DEN FLIMMERZELLEN DES MENSCHLICHEN UTERUSKÖRPERS.

VON

SALMAN LUBAN
AUS TSCHERIKOFF (MOHILOW).

MIT 19 FIGUREN AUF DEN TAFELN 6/7.

Bekanntlich verhalten sich die verschiedenen Zellenarten und zwar besonders die Epithelien in bezug auf die Dauer periodischer Vorgänge verschieden. Die kürzesten regelmässigen Perioden in der Änderung des physiologischen Zustandes, d. h. Wechsel von Arbeit und Ruhe, sehen wir bei den Flimmerzellen. Schon länger sind die Perioden bei der Kontraktion des Herzens, noch länger bei den Drüsenepithelien, und zwar sehen wir z. B. bei denjenigen des Verdauungstractus täglich mehrmals eintretenden, von der Verdauung abhängigen Wechsel der Zustände. Die längsten bekannten Perioden finden sich in der Tätigkeit der Geschlechtsteile; so sehen wir bei den meisten Wirbeltieren Veränderungen, die jährlich einmal bei der Brunst auftreten, während sie bei dem Weibe immer auf vier Wochen sich erstrecken. Hierbei spielen sich, wie Hitschmann und Adler (24) gezeigt haben, in bestimmter Reihenfolge Vorgänge ab, die in jeder Periode die gleichen sind. Wir werden weiter unten hierauf noch zurückkommen. Da uns jetzt besonders die Vorgänge an den Flimmerzellen im geschlechtsreifen Uterus des Menschen interessieren, so möchten wir zum besseren Verständnis unserer an diesem Objekte gemachten Befunde auf die Anschauungen betreffend die Genese des Flimmerapparates und dann auf diejenigen in betreff der Veränderungen der Uterusepithelien und besonders der Flimmerzellen während der Menstruation näher eingehen.

Was zunächst die Frage nach den Keimblättern betrifft, aus welchen Flimmerzellen hervorgehen können, so gilt wohl

allgemein die von S. Mayer (33) und Prenant (37) vertretene Anschauung, „dass den Abkömmlingen aller Keimblätter die Fähigkeit zukommt, sich zu Cilien tragenden Zellen umzugestalten". Die Ausbildung des Flimmerapparates selbst ist ganz im allgemeinen eine sehr verschiedene[1]). In bezug auf die Frage nach der Herkunft des Flimmerapparates und besonders der Blepharoplasten (Basalknötchen oder -stäbchen) stehen sich zwei Anschauungen schroff gegenüber. Die Anhänger der einen sagen, dass die Basalstäbchen aus dem Diplosoma, die anderen, dass sie unabhängig von demselben entstehen. Zu der ersten Gruppe gehören hauptsächlich Lenhossék (30), Henneguy (22), Benda (3), Fuchs (14), Joseph (28) und Ikeda (27).

Benda (3) und Ikeda (27) lassen, ersterer im Mitteldarm von Anodonta, letzterer in den Ductuli efferentes, aus dem einfachen Diplosoma Ballen von Centralkörperchen hervorgehen, die teilweise eine radiäre Anordnung aufweisen und in ihrer Gesamtheit an die Oberfläche rücken sollen, während Fuchs (14) die Blepharoplasten nacheinander vom Diplosoma ableitet und auch nacheinander an die Oberfläche treten lässt. Die Wimpern sollen sich hier schon im Zelleibe entwickeln.

Zur zweiten Gruppe gehören Studnicka (39, 40), Gurwitsch (18), Fischel (11), Henry (23), H. N. Maier (32) und Wallengren (46).

Gurwitsch (18, 19) lässt bei Salamanderlarven zuerst die Flimmerhaare und dann die Basalkörperchen auftreten, bei Bufo (Rachenepithel) dagegen zuerst die Basalkörperchen als Knotenpunkte eines Wabennetzes der Cuticula und dann erst die Flimmerhaare.

Hier ist die Anschauung von M. Heidenhain (21) anzuführen, welcher mindesten zweierlei Arten von Cilien für erwiesen hält, „solche, deren Basalkörper „centraler" Abkunft

[1]) S. Die ausführliche Darstellung von Pütter (38).

sind (alle Arten von Centralgeisseln, besonders Paludina) und solche, welche mit den cellulären Centren rein gar nichts zu tun haben (Infusorien!)". Eine Anschauung, welche uns, wenn wir die Arbeiten der verschiedenen Autoren mit Rücksicht auf ihren Wert miteinander vergleichen, sehr annehmbar erscheint.

Was nun das Vorhandensein des Diplosomas in den fertigen Flimmerzellen anbelangt, so sind im allgemeinen die Anhänger der Abstammung des Flimmerapparates vom Diplosoma der Ansicht, dass kein Diplosoma bei fertigen Flimmerzellen vorhanden sei. Jedoch gehören Benda (3) und Ikeda (27) zur folgenden Gruppe, welche ein Diplosoma direkt beobachtet haben. Es sind dies ausser den beiden erwähnten Autoren Studnicka (39, 40), Fischel (11), Henry (23), Gurwitsch (18), Apathy (2), Ach (1), Jeleniewski (26), Wallengren (46), Erhard (10) und Tschassownikow (42). K. W. Zimmermann (48) hat zwar das Diplosoma in echten Flimmerzellen nicht gesehen, hält aber die Existenz für möglich[1]).

Was nun das weitere Schicksal der fertig ausgebildeten typischen Flimmerzellen anbelangt, so fragt es sich zuerst, können sich dieselben teilen oder nicht? Wirkliche Mitosen haben gesehen Studnicka (39, 40), Benda (3), Gurwitsch (18, 19), Fischel (11), Apathy (2), Ach (1), Jeleniewski (26), Wallengren (46), Ikeda (27) und Erhard (10). Es sind begreiflicherweise diejenigen, welche für die Existenz eines Diplosomas eintreten. Besonders eingehend hat die Frage Wallengren (46) studiert und bei Anodonta und Unio zahlreiche Mitosen gesehen und auch solche abgebildet. M. Heidenhain (Plasma und Zelle) denkt mit Benda (3) noch an die Möglichkeit, dass in solchen Flimmerzellen, „in denen besondere Centren tatsächlich nicht vor-

[1]) In letzter Zeit ist es ihm gelungen, das Diplosoma in den Flimmerzellen des menschlichen Eileiters aufzufinden.

kommen, die Basalkörperchen durch Involution und Vereinigung die Centren nachfolgender mitotischer Figuren, wo solche vorkommen, liefern".

Nie wurden Mitosen beobachtet von Lenhossék (30), Henneguy (22), Fürst (17), Joseph (28), Fuchs (14) und Tschassownikow (42). Letzterer hält aber die Flimmerzellen für teilungsfähig.

Von besonderem Interesse ist die Frage, ob der Flimmerapparat eine dauernde Einrichtung ist oder ob die Zellen ihn zeitweise verlieren und ihn wieder ausbilden können. Für die letztere Möglichkeit sprechen verschiedene Beobachtungen. So versichert Wallengren (46), dass bei der Teilung ciliater Infusorien der ganze Wimperbesatz zuerst resorbiert und dann wieder neu gebildet werde. Das gleiche findet er bei der mitotischen Teilung von Flimmerzellen bei Anodonta und Unio. Jeleniewski (21) beobachtete, dass beim Igel in den Ductuli efferentes des Hodens secernierende Epithelzellen während des Winterschlafes ihre Sekretion einstellen und Flimmerhaare bilden, dann aber wieder zur Sekretion übergehen. Bayer und Mandl (34) fanden, dass beim Weibe bei der Menstruation die Flimmerung schwindet und sich wieder ausbildet (Genaueres darüber siehe weiter unten). Tschassownikow (42) beschreibt die Umbildung von Flimmerzellen zu schleimbildenden Zellen, wobei der Flimmerapparat verloren geht.

Benda (3) lässt die Möglichkeit offen, dass gewisse Vorgänge in Flimmerzellen eines Rückenmarkglioms und an den Ductuli efferentes des Nebenhodens als Rückbildungserscheinungen des Flimmerapparates aufgefasst werden können. Ferner ist bekannt, dass nach dem Klimakterium die Flimmereinrichtung im Uterus schwindet, wobei jedoch nicht ganz klar ist, ob die Zellen nur ihren Flimmerapparat verlieren oder ob die Flimmerzellen selbst durch andere ersetzt werden.

Die oben erwähnte Arbeit von Benda und eine sich eng

anschliessende von Ikeda (27) enthalten Angaben, welche für uns von ganz besonderem Interesse sind. Wir wollen deshalb hier näher darauf eingehen.

Nach Benda (3) findet sich vielfach in den Epithelzellen des Centralkanals „zwischen dem Kern und der Zelloberfläche ein dichter Ballen von kleinsten, durch Färbung und häufige Doppelstellung als Centralkörper gekennzeichneten Körnchen". Das gleiche fand er auch in einem von ihm und Fränkel beschriebenen Gliosarkom der Rückenmarkshäute. In der Geschwulst hatten sich Centralkanäle ausgebildet. Er fand neben dem Kern der Geschwulstzellen einen Centralkörperballen, „derselbe besteht aus 10 bis 20 Körnchen, die sich nur in seltenen Fällen ungeordnet, vielmehr meist in einer sehr zierlichen Radiärstellung (ähnlich der Gänseblümchenordnung der Malariasporen) darstellen. Das Centrum bildet entweder ein Körnchen oder eine engere oder weitere Vakuole."

Eine ähnliche Beobachtung machte er an den Epithelzellen der Ductuli efferentes der menschlichen Epididymis. Hier glaubte er alle Übergänge zwischen „Centralkörperballen" und fertigen Basalkörpern der Flimmerhaare gefunden zu haben. Die Centralkörperballen sind hier so gross und dicht, „dass man sie auf den ersten Blick für geschrumpfte Kerne halten muss". Sie liegen jedoch zwischen dem wohl ausgebildeten Kern und der Zelloberfläche in der Mitte. Als weitere Übergangsbilder sieht er Zellen an, „in denen der Ballen eine lockere Form zeigt, näher der Zelloberfläche gerückt ist und von einzelnen Basalkörpern mit Cilien überlagert ist". Er hatte sogar hin und wieder den Eindruck, „als ob man alle Stadien des Herausrückens der Centralkörper aus dem Ballen bis zur Lagerung als Basalkörper nebeneinander sieht". Vereinzelt fand er „die Centralkörper in einem Ballen in der Tiefe der Zelle oberhalb des Kerns in einer deutlichen Radiärstellung gegen einen in ihrer Mitte gelegenen Hohlraum. Man erhält den Ein-

druck, dass die zu einem Büschel dicht zusammengedrängten Cilien, die an der Zelloberfläche hervorragen, geraden Wegs von dieser Höhle des Zellinnern hervorgehen."

Er lässt nun noch die Möglichkeit offen, dass die Basalkörperchen der differenzierten Flimmerzellen umgekehrt durch eine Art Rückbildung zu Centralkörpern würden. Er fasst seine Ansicht über die Befunde in dem Satz zusammen:

„Bei jeder Deutung beweisen meine Bilder die Identität von Basal- und Centralkörpern lückenlos, derart, dass am Ependym die Entstehung eines Centralkörperballens aus typischen Centralkörpern, am Vas efferens die Zwischenstadien vom Centralkörperballen zur Basalkörperphalanx gefunden wurden."

An die eigenartigen Befunde Bendas schliessen sich unmittelbar diejenigen von R. Ikeda (27) an. Er untersuchte Material vom 5 monatlichen Embryo bis zum 88 jährigen Mann. Uns interessieren besonders seine Befunde in den Ductuli efferentes. Er findet hier flimmerlose und Flimmerzellen. In den ersteren findet er regelmässig ein Diplosoma, das gewöhnlich dicht unter der freien Zelloberfläche liegt und mit einer Geissel versehen zu sein pflegt. Er beschreibt nun ganz ähnlich wie Benda (3) „Centralkörperballen" zwischen Kern und Zelloberfläche, sowie kleine Hohlräume mit zahlreichen radiär gestellten Körnchen unter der Oberfläche derselben. Er gibt auch etwas plumpe Abbildungen der fraglichen Verhältnisse von einem neugeborenen Knaben und einem 26 jährigen Manne. Während nun Benda (3) noch die Möglichkeit zugibt, dass es sich hier um Rückbildungserscheinungen handle, sieht Ikeda (27) darin ausschliesslich Neubildungen von Basalkörperchen der Flimmerhärchen. Er denkt sich den Vorgang so, dass „zunächst das Diplosoma in der flimmerlosen Zelle basalwärts gegen den Kern rückt und sich dort vermehrt und zum Stäbchen entwickelt, dann nach oben zur Zelloberfläche rückt, wo es sich zu Cilien mit Basalkörperchen vervollständigt". Solche Vor-

gänge will er oft im Nebenhoden der Neugeborenen angetroffen haben. Er gibt ferner an, dass er in den Flimmerzellen der Ductuli efferentes je ein Diplosom gesehen habe, welches bald neben den Basalkörperchen, bald unterhalb derselben liege. In seinen Abbildungen erscheint es uns jedoch bedeutend dicker als dasjenige der anderen Zellen, so dass es uns etwas zweifelhaft erscheint, ob es sich hier wirklich um Diplosome handelt. Es ist uns unverständlich, wie er aus dem Vorhandensein eines Diplosomas in Flimmerzellen schliessen kann, dass dies „ein unbedingt einwandfreier Beweis für die Identität der Basal- mit den Centralkörperchen" sei.

Man könnte ebensogut aus diesem Befunde das Gegenteil schliessen.

Diese Benda-Ikedaschen Befunde, welche weniger Beachtung gefunden haben als sie es verdienen, erscheinen auf den ersten Blick sehr befremdend.

Während jedoch Benda (3) und Ikeda (38) die beschriebenen Zustände als nur vorübergehende betrachten, hat Prenant (37) in den Sehzellen verschiedener Hirudineen dauernd zwischen Kern und freier Zelloberfläche je eine rundliche Blase gefunden, welche einen mit Basalkörperchen versehenen Cilienbesatz aufweist.

Karl Kamillo Schneider[1]) bildet eine terminale Nierenzelle von Cerebratulus marginatus ab, welche einen Kanal enthält, an dessen blindem Ende eine Gruppe von sehr langen, mit Basalkorn versehenen Cilien („Wimperflamme") steht.

Benda (3) und Ikeda (27) werden nun diese beiden Befunde in ihrem Sinne deuten, das heisst, bei den Hirudineen würde zwischen Kern und freier Zelloberfläche eine Cyste entstehen, an deren Oberfläche sich Flimmerhaare entwickeln, die Einrichtung würde aber an Ort und Stelle liegen bleiben, während in den Nierenzellen von Cerebratulus die Cyste durch

[1]) Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.

einen Kanal mit der freien Zelloberfläche in Verbindung treten würde. Man könnte aber umgekehrt annehmen, dass bei Cerebratulus die Flimmerhaare an der freien Zelloberfläche entstünden vor oder nach der kanalartigen Einbuchtung derselben und dass bei Hirudineen die flimmernde Bucht durch Verlust des Zusammenhanges mit der übrigen freien Zelloberfläche zu einer geschlossenen Cyste würde.

Es fragt sich nun, ob man es wirklich zu entscheiden vermag, welche von diesen beiden Möglichkeiten dem wirklichen Vorgang entspricht? Gewiss könnte man die Entwickelungsgeschichte der Hirudineenaugen wohl studieren; da uns aber solches Material nicht zur Verfügung stand, suchten wir nach einem anderen Objekte. Nun gibt es, wie allgemein bekannt ist, ein solches, an welchem man, vorausgesetzt, dass man brauchbares Material erhielte, sowohl Genese als Rückbildung von Flimmerzellen resp. ihres Cilienbesatzes mit Sicherheit unterscheiden könnte, nämlich das Flimmerepithel des menschlichen Uterus; denn hier flimmert das Epithel vor der Pubertät nicht, während im und nach dem Klimakterium die Flimmerhaare zurückgebildet werden. Ausserdem findet nach den neueren Untersuchungen (Hitschmann und Adler) innerhalb einer Menstruationsperiode ein regelmässiger Wechsel in dem Zustande der Drüsenepithelien des Fundus uteri statt, woran sich auch die Flimmerzellen der Oberfläche beteiligen (Hoehne [25], Mandl [34], Bayer u. a.). Leider war es uns unmöglich, lebensfrisches Material aus dem Anfang der Pubertät zu erhalten, dagegen bekamen wir solches von zwei älteren Individuen: das eine war 45 Jahre alt und stand wohl im Klimakterium. Das einwandfreie, der Lebenden entnommene Material wurde sofort in Sublimat fixiert. Bevor wir jedoch auf unsere eigenen Untersuchungen eingehen, möchten wir noch kurz das angeben, was über das gewöhnliche Verhalten des Uterusepithels mit besonderer Berücksichtigung der Flimmer-

zellen im ausgereiften Uteruskörper bekannt ist. Die wichtigste, ja grundlegende Arbeit für die regelmässigen Veränderungen der Uterusschleimhaut ist die von Hitschmann und Adler (24). Sie zeigen, dass der Zustand der Schleimhaut in fortwährendem Wechsel begriffen ist. Sie unterscheiden vier Stadien, erstens die postmenstruelle Zeit, zweitens das Intervall, drittens die prämenstruelle Zeit und viertens die Menstruation.

Wir wollen hier nur die Angaben über das uns besonders interessierende Epithel wiedergeben. Am Ende der Menstruation beginnt eine Regeneration des Oberflächenepithels und des Drüsenepithels, welche sehr schnell vor sich geht, und zwar treten zahlreiche Mitosen auf, welche man bis in das Intervall hinein beobachten kann. Die Epithelzellen sind schmal und niedrig, zeigen keinerlei Sekretion; die Schläuche sind gerade, sehr eng und kollabiert, das Lumen spaltförmig. Die ganze Schleimhaut ist jetzt am niedrigsten. In der postmenstruellen Zeit bewirkt die starke Epithelvermehrung eine Verlängerung der Drüsen und eine Erweiterung derselben. Im Intervall beginnen die Drüsen bald früher, bald später sich zu schlängeln, sie werden spiralig und korkzieherartig. Die ganze Schleimhaut beginnt höher zu werden. Gegen den Schluss des Intervalls, besonders aber in der prämenstruellen Zeit, vergrössern sich die Epithelzellen selbst auf das zwei- bis dreifache der Grösse in der postmenstruellen Zeit. Die ziemlich plötzlich einsetzende Volumenvergrösserung der Drüsen bewirkt, dass sie mehr oder minder tiefe seitliche Buchten treiben, denen im inneren papilläre und leistenförmige Vorsprünge der Wand entsprechen.

Im Anfang der prämenstruellen Zeit (8—10 Tage vor der beginnenden Blutung) treten in den Epithelzellen der Drüsen feine, mit Eosin färbbare Granula auf, welche schliesslich in das Lumen gelangen. Aber erst 2—4 Tage später lassen sich im Innern der Drüsenlumina, aber nie in den Zellen, die

Sekretmassen mit Mucihämatein intensiv blau-violett färben, wodurch sie sich als Schleim dokumentieren.

Die oberflächlichen Teile der Zellen erscheinen jetzt wie zerfetzt, die Sekretmassen sind schliesslich so reichlich, dass die Drüsen wie mit Schleim ausgegossen erscheinen. Am blinden Ende der Drüsen bleiben die Verhältnisse zu allen Zeiten die gleichen. Die ganze Schleimhaut wird einer jungen Decidua sehr ähnlich. Tritt nun Konzeption ein, so geht die prämenstruelle Schleimhaut ohne jede scharfe zeitliche Grenze in die Decidua über. Im anderen Falle kollabiert mit dem Einsetzen der Blutung die ganze Schleimhaut, das Sekret wird ausgestossen, die Epithelzellen werden klein, die Drüsen ganz eng und gerade. Die Ausbildung der Schleimhaut zeigt also ihren Höhepunkt kurz vor der Menstruation.

Es besteht ein Unterschied zwischen dem Epithel der Corpusdrüsen und demjenigen der Cervixdrüsen: Während im Corpus nur in der prämenstruellen Zeit secerniert wird, und das Mucin nicht in den Zellen, sondern im Lumen ausreift und färbbar wird, ist die Schleimproduktion in der Cervix eine kontinuierliche und es lässt sich auch in den Zellen Mucin färben. Bei Neugeborenen findet man häufig auch im Corpus die gleichen Verhältnisse wie in der Cervix der Erwachsenen.

Die Angaben von Hitschmann und Adler (24) über das Vorhandensein von Flimmerzellen im Uterus sind sehr befremdend. Obschon sie durchweg lebensfrisches Material von 58 Fällen in verschiedener Weise fixiert und gefärbt haben, haben sie doch an den bestfixierten Präparaten lange suchen müssen, um einzelne Cilien tragende Zellen zu sehen, haben jedoch oft auch vergeblich gesucht. Nun versteigen sie sich zu dem Satz: „Wenn andere Autoren den Befund zahlreicher Cilien an fixierten Präparaten immer wieder betonen, so können wir demgegenüber die Bemerkung nicht unterdrücken, dass



Fig. 1.



Fig. 2.

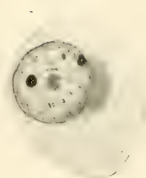


Fig. 3.



Fig. 4.

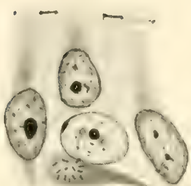


Fig. 5a.



Fig. 5b.



Fig. 6. b



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 13.



Fig. 11.

K. W. Zimmermann del.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

dabei in vielen Fällen die Wahrheit der Konvention zum Opfer gebracht wurde."

Als ich Herrn Prof. Zimmermann auf diesen Satz aufmerksam machte, griff er aus einer grösseren Zahl von Präparaten, die aus dem letzten mikroskopischen Kurs in der Berner Anatomie stammten und auf die Brauchbarkeit für Demonstrationszwecke durchgemustert werden sollten, ein solches vom Corpus uteri, das vorher nicht genau angesehen war, heraus und legte es unter das Mikroskop. Das ungefähr 8 mm breite Stück der Schleimhaut zeigte wohl erhaltenes Oberflächenepithel, das ausnahmslos aus deutlich erkennbaren Flimmerzellen bestand. Es muss dazu noch bemerkt werden, dass das Material von einer Sektion stammte, in Formol-Alkohol fixiert, in Hämalaun und Eosin durchgefärbt und in Paraffin eingebettet war. Wir überlassen es dem Leser, hieraus seine eigenen Schlüsse zu ziehen.

Der Vollständigkeit halber lassen wir hier noch die Untersuchungen einiger anderer Autoren folgen, soweit sie Angaben über das Flimmern des Uterus enthalten.

Mandl (34) gibt an, dass in der prämenstruellen Zeit weite Strecken im menschlichen Corpus uteri mit Flimmerepithel bedeckt gefunden werden konnten, streckenweise fehlte jedoch der Flimmerbesatz. Die flimmerlosen Zellen zeigten feinere Körnchen oder gröbere, stark glänzende Kugeln und Schollen, also Sekretion. In der der Menstruation unmittelbar sich anschliessenden Phase fand er keine Flimmerhaare, wohl aber in einem Falle 7 Tage nach der vollendeten Menstruation bereits weite Strecken mit Flimmerzellen. In der Tube wechseln flimmernde mit flimmerlosen secernierenden Zellen.

In einer weiteren Arbeit fand Mandl 1—8 Tage vor der Menstruation flimmerndes Epithel, aber nur insulär, während der Menstruation und am 2., 3. oder 4. Tage nachher

fehlte es, am 7. Tage nachher war die Flimmerung wieder vorhanden.

Heimerdinger (zitiert nach Mandl) fand in einem seit 5—6 Wochen graviden Uterus an einzelnen Stellen noch Zellen mit Flimmerbesatz, wenn auch ohne Bewegung. Bayer (zitiert nach Mandl) sah an durch Ausschaben gewonnenem Material vor der Periode cilientragendes und nach derselben ebenso regelmässig cilienloses Epithel.

Hoehne (25) findet im Cavum uteri fast ausnahmslos „eine diskontinuierliche, herdförmige, insuläre Flimmerung", und zwar findet er dies am lebenden Material, wo die Cilien lebhafte Schwingungen zeigten.

Er ist der Ansicht, dass der Cilienbesatz des Corpusepithels beim Menschen einem häufigen und leichten Wechsel unterworfen ist.

„Der Cilienschwund würde alsdann nicht immer und allein in atrophischen und degenerativen Prozessen der Flimmerzelle seine Ursache finden, sondern auch durch einen Funktionswechsel der Flimmerzelle erklärt werden können."

Er vermutet, „dass die unterbrochene Flimmerung im Corpus uteri von grosser Wichtigkeit für die Einbettung des befruchteten Eies ist. Vielleicht verhindert sie einen zu weiten Transport des Ovulum."

Eigene Untersuchungen.

Wir suchten uns zunächst selbst über das Vorhandensein und die Reichlichkeit der Flimmerepithelzellen an einer grösseren Zahl von Schnitten, die von verschiedenen Individuen stammten, zu orientieren. Es handelte sich um Material, welches von Sektionen stammte und sehr verschiedenen Erhaltungszustand aufwies. Wir konnten doch soviel eruieren, dass das Vorkommen der Flimmerzellen, wie es ja wohl allgemein angenommen wird, individuell sehr schwankte. Bald fanden wir

im Oberflächenepithel und in den Drüsen nicht eine einzige Flimmerzelle, bald fehlten sie an der Oberfläche, waren aber in den Halsteilen der Fundusdrüsen mehr oder weniger spärlich vorhanden, bald fanden sich auch an der Oberfläche zahlreiche, in den Drüsen aber nur wenige oder sehr zahlreiche, bald waren sie in einigen Drüsen sehr spärlich, standen dagegen in anderen desselben Individuums wieder etwas dichter. Inwieweit bei diesen Schwankungen das Alter überhaupt, oder Menses, oder durchgemachte Schwangerschaften, oder Erkrankungen der Schleimhaut etc. ursächlich beteiligt sind, konnten wir nicht eruieren, da uns jede diesbezügliche Angabe fehlte. Es ist dies nur möglich durch Untersuchungen an zahlreichem lebensfrischem Material, wie es sich nur der Gynäkologe verschaffen kann, unter sorgfältiger Berücksichtigung aller den Uterus irgendwie tangierenden Momente aus dem Leben des Individuums, sowie sogar der Geschichte der allgemeinen Gesundheitsverhältnisse zu entscheiden. Wir sind deshalb nicht in der Lage, auf diese Frage auch nur oberflächlich eingehen zu können. Dagegen möchten wir auf eigenartige Befunde an den Flimmerzellen des Uterus aufmerksam machen, welche wir an einwandfreiem Material machten, und welche das Interesse der Cytologen sowohl normaler als pathologischer Richtung einigermassen erregen dürften. Das Material stammte von zwei Individuen.

Fall A (Figg. 1—5 und 19). 50 jährige Unipara, regelmässig menstruiert. Es bestand mehrjähriger Fluor. Das Material wurde par curettement gewonnen und sofort in gesättigter Sublimatlösung fixiert, in Paraffin eingebettet und möglichst dünn geschnitten. Alsdann wurde mit Eisen-Hämatoxylin und dann mit Säurefuchsin gefärbt. Diese Methode hat sich für das Studium der Flimmerzellen ausgezeichnet bewährt. Wenn im ganzen Präparat auch nur eine einzige Flimmerzelle oder nur ein Anschnitt einer solchen vorhanden war, so mussten wir

sie mit Sicherheit auffinden, da die Basalknötchen der Flimmerhaare wie die Diplosome blauschwarz gefärbt waren. Im allgemeinen ist über die Beschaffenheit der Schleimhaut zu bemerken, dass sich in ihrem oberflächlicheren Teil leichte hämorrhagische Infiltrationen fanden. Mitosen wurden in den Drüsenepithelien und dem interstitiellen Gewebe gefunden. Der Zustand der Drüsen und der übrigen Schleimhaut schien uns dem prämenstruellen Stadium resp. dem Übergang von diesem zu dem menstruellen zu entsprechen. Da jedoch um diese Zeit Mitosen normalerweise nicht mehr gefunden werden, mag wohl nebenbei noch Hyperplasie vorhanden gewesen sein.

Das Oberflächenepithel war vollständig erhalten. Die Zellen waren meist nur wenig höher als breit. Es fanden sich einzelne Flimmerzellen und Gruppen von solchen zwischen nicht flimmernden, anscheinend secernierenden Zellen, wenigstens war wie in Fig. 2 die Oberfläche über das Kittleistensystem, welches schwarz und überall scharf hervortrat, mehr oder weniger stark bläschenartig vorgewölbt. Irgendwelche Sekretgranula waren weder durch das Eisenhämatoxylin, noch durch das Säurefuchsin gefärbt. Gegen die etwas dunkler, und zwar lila gefärbten, nicht flimmernden Epithelzellen stachen nun die Flimmerzellen scharf ab. In Präparaten, die nicht mit Säurefuchsin nachgefärbt waren, erschien, abgesehen von den Basalknötchen der Cilien, das Protoplasma fast ungefärbt.

Die Zellen schienen wie gequollen, waren seitlich so stark abgerundet, dass sie teilweise wie Becherzellen aussahen und, wenn sie einzeln lagen, die Nachbarzellen stark eindrückten und auf die Seite schoben [1]). So kam es, dass der Durchmesser

[1]) A. Branca (Précis d'histologie. 3. Aufl. Paris 1914) bildet S. 708 den Querschnitt einer Uterindrüse ab, welche eine Flimmerzelle enthält, die ganz unserer Beschreibung entspricht. Er bemerkt dazu im Text: „Cette cellule se caractérise, d'ordinaire, par son grand volume, par son aspect transparent, par son noyau, situé à la partie moyenne de la cellule“ etc.

eines mittleren Zellabschnittes oft mehr als doppelt so gross war als derjenige der freien Oberfläche oder der Basis (siehe Fig. 1 und 2). Auch die Kerne der Flimmerzellen waren sofort von denjenigen der anderen zu unterscheiden: sie waren mehr kugelig oder doch nur kurz ellipsoidisch und heller gefärbt, während die Kerne der anderen Zellen mehr in die Länge gestreckt und etwas dunkler erschienen. Die Chromatin-Klümpchen in den Flimmerzellkernen waren meist kleiner. Von besonderem Interesse war das Verhalten des Flimmerapparates.

Die Flimmerhaare selbst waren hellila bis dunkelblau-grau gefärbt und waren in jeder Zelle deutlich zu erkennen; die Basalknötchen bildeten längliche Stäbchen. Da dieselben sehr dicht standen, liessen sich feinere Details nicht erkennen. Von der basalen Seite der ganzen Stäbchengruppe sah man nun regelmässig ein Fibrillenbündel an dem Kern vorbei bis an die Zellbasis herunterziehen. Unter günstigen Verhältnissen konnte man erkennen, dass die Fibrillen je mit einem Basalstäbchen in Verbindung standen. Es handelt sich also hier um gut ausgeprägte Wimperwurzeln. Die Dicke des ganzen Bündels war gewöhnlich am breitesten unter der freien Zelloberfläche. Gegen die Basis zu konvergierten die Fibrillen. Die Verhältnisse weiter gegen die Basis hingen von der Breite der letzteren ab. So sehen wir in Fig. 1 das Bündel gegen die Basis ganz spitz zulaufen, während in Fig. 2 das Bündel mit breiter Basis unmittelbar an der Zellbasis endigte resp. in das basale Exoplasma überging. In beiden abgebildeten Zellen sieht man, dass der Kern den Verlauf und die Gestalt des ganzen Bündels in dem Sinne beeinflusst, dass eine gegen den Kern concave Krümmung entsteht. Fig. 3 zeigt einen Zellenquerschnitt; man sieht, wie das Wimperwurzelbündel den Kern zwar auf die Seite drängt, aber durch ihn wiederum abgeplattet und eingebuchtet wird, so dass der Querschnitt halbmondförmig wird.

Man sieht, dass im übrigen Protoplasma die Filarmasse ein sehr lockeres weitmaschiges Gerüst bildet.

Wir werden weiter unten auf diesen Fall noch einmal zu sprechen kommen.

Fall B (Figg. 6—18).

Der Fall B betrifft Material, das durch Laparotomie gewonnen und ebenfalls in gesättigter Sublimatlösung fixiert wurde. Der Erhaltungszustand war ein vorzüglicher. Leider ist es uns nicht möglich, irgend etwas über das Alter des Individuums und die Ursache der Operation (sie wurde vor mehr als 22 Jahren ausgeführt) anzugeben. Die Schnitte wurden, wie im Falle A, mit Eisenhämatoxylin gefärbt, jedoch ohne Nachfärbung. Der Zustand der Schleimhaut macht einen durchaus normalen Eindruck. Ihre Dicke schwankte zwischen 1 mm und 1,83 mm. Die Drüsenschläuche konnten jedoch hier und da weit in die Muskulatur sich erstrecken. So fanden wir, dass an einer Stelle bei einer Schleimhautdicke von 1,83 mm das blinde Ende eines Drüsenschlauchs 2,83 mm von der freien Schleimhautoberfläche entfernt lag.

Das Oberflächenepithel war vollständig vorhanden, verhältnismässig niedrig, jedenfalls erheblich niedriger als dasjenige der Drüsenschläuche. Die Höhe des Oberflächenepithels schwankte im allgemeinen zwischen 4,8 und 13,2 μ. Dicht an den Drüsenmündungen nahmen sie jedoch an Höhe zu und konnten sogar die Höhe des Epithels der Schläuche selbst erreichen.

Die Zahlenangaben bei dem Oberflächenepithel betreffen die Entfernung des Kittleistennetzes von der Basis.

Des besseren Vergleiches wegen führe ich gleich die Zahlenverhältnisse der Schläuche an. Nahe der Mündung schwankt der äussere Durchmesser zwischen 31,2 μ und 103,2 μ. Im allgemeinen haben die engsten Schläuche auch das niedrigste Epithel und umgekehrt. So schwankt die Epithelhöhe zwischen

9,6 μ und 36 μ und diese Zahlen betreffen gerade die Schläuche, deren äusseren Durchmesser wir eben angegeben haben. In einem und demselben Schlauch konnte man gegenüber verschiedene Epithelhöhen finden, z. B. in einem Falle 16,8 bzw. 21,6 μ. Ein Schlauch mit vielen Flimmerzellen in Rückbildung hatte bei einem äusseren Durchmesser von 72 μ eine Epithelhöhe von 31,2 μ. Gegen das blinde Ende zu schwankten die Schläuche in ihrem äusseren Durchmesser zwischen 26,4 μ (Epithelhöhe 8,4 μ) und 144 μ (Epithelhöhe 19,2 μ). So weite Kanäle fanden sich aber nur ausnahmsweise. Das gewöhnliche Maximum betrug nur 62,4 μ (Epithelhöhe 8 μ). Die Epithelhöhe schwankte zwischen 7,2 μ (äusserer Durchmesser 28,8 μ) und 21,6 μ (äusserer Schlauchdurchmesser 57,6 μ). Im allgemeinen gilt auch hier die Regel, dass bei zunehmendem äusseren Durchmesser auch die Epithelhöhe zunimmt. Das Oberflächenepithel besteht aus nichtflimmernden und flimmernden Zellen. Die ersteren sind jedenfalls erheblich reichlicher vorhanden, während die Flimmerzellen vereinzelt und in grösseren Gruppen stehen. Die nichtflimmernden Zellen waren vielfach doppelt so hoch und breit, indem wir die Höhe von der Basis bis zu den Kittleisten rechnen. Es kamen jedoch auch einzelne Zellen vor, welche erheblich breiter als hoch waren. Dementsprechend dehnten sich die Kerne in den höheren Zellen mehr in der Zellaxe aus und konnten fast so hoch sein wie die ganze Zelle. Hier und da ragte der Kern sogar noch über das Niveau der Kittleisten vor, die freie Zelloberfläche mehr oder weniger vorwölbend, aber auch in der Mehrzahl der übrigen Zellen, in welchen der Kern nicht so weit reichte, ragte die freie Oberfläche der Zelle zapfenartig über das Kittleistennetz vor. Diese Zapfen konnten halb so hoch sein wie die übrige Zelle und erschienen gewöhnlich heller als sie. Wir brauchen auf diese Verhältnisse nicht weiter einzugehen, da sie schon von K. W. Zimmermann (48) in seiner grossen Epithelarbeit

beschrieben worden sind. Auch hat er damals die im Oberflächenepithel vorhandenen Flimmerzellen beschrieben.

Ausser im Oberflächenepithel fanden sich Flimmerzellen in den Drüsenschläuchen, jedoch war das Vorkommen hier ein sehr unregelmässiges. Zahlreiche Drüsen zeigten vom Grund bis zur Mündung keine einzige Flimmerzelle. Wäre auch nur eine dagewesen, so hätten wir sie sicher gefunden, da wir das schwarzgefärbte Diplosoma einer jeden nichtflimmernden Zelle leicht erkennen konnten und die Basalstäbchen der Flimmerhaare die gleiche Färbung angenommen hatten. Waren Flimmerzellen in den Drüsen vorhanden, dann sassen sie in der Regel in dem der Mündung benachbarten Drüsenabschnitte. Ausnahmsweise fanden wir jedoch auch solche nahe dem blinden Drüsenende, in einem Falle ziemlich reichlich. In keiner Drüse jedoch fanden wir zusammenhängende Flimmerzellgruppen, vielmehr lagen sie immer vereinzelt, wie z. B. in Fig. 12. Diese Flimmerzellen zeigten nun so sonderbare Verhältnisse, dass wir sie genauer beschreiben wollen. Zunächst muss konstatiert werden, dass bei einigen Flimmerzellen das Diplosoma deutlich erkennbar war; es lag da immer nahe unter den Basalstäbchen. Dass man es nicht bei allen Flimmerzellen auffinden konnte, liegt wohl, wie schon K. W. Zimmermann (48) angegeben hat, daran, dass es zwischen den Basalstäbchen steckte und sich von ihnen nicht unterscheiden liess.

Man konnte die Flimmerzellen übrigens schon bei mittlerer Vergrösserung, ohne dass etwas von Flimmerhaaren zu sehen war, leicht an folgenden Merkmalen erkennen: Zelleib und Kern erschienen stets erheblich heller als bei den übrigen nichtflimmernden Zellen. Ferner waren die Kerne mehr kugelig, oft sogar etwas in die Quere gedehnt und zuweilen seitlich etwas eingebuchtet, während die Kerne der nichtflimmernden Zellen stets sich in der Richtung der Zellachse ausdehnten. Dabei lagen meistens die Kerne der Flimmerzellen höher als diejenigen

der übrigen Zellen. Der Zelleib hatte meist Spindelform, seltener Flaschenform, wobei der Kern immer im dicksten Teile lag. Was die Struktur des Zelleibes und des Kernes betrifft, so deutet die hellere Färbung darauf hin, dass die färbbaren Substanzen (es war, wie angegeben, mit Eisenhämatoxylin gefärbt) weniger reichlich vertreten waren. Besonders vermissten wir grössere Chromatinklumpen, wie sie regelmässig in den Kernen der nichtflimmernden Epithelzellen in geringer Zahl (oft nur einer) zu finden waren.

Die auffallendsten Erscheinungen in topographischer Hinsicht zeigten die freie Zelloberfläche resp. die Cilien und ihre Basalstäbchen: Nur im Oberflächenepithel war die freie Zelloberfläche eben resp. lagen die Basalknötchen in einer Ebene (s. Fig. 6). In den Drüsen bildete im günstigsten Falle die freie Zelloberfläche eine seichte Delle (Fig. 8) oder ein mehr oder weniger tiefes Grübchen (Fig. 9). Oft war die Oberfläche tief eingesenkt (Fig. 12 bei a rechts 2 Zellen) und bildete zuweilen einen mehr oder weniger engen Kanal (Fig. 10, 11, 12 b u. c), der am Kern vorbeiziehen und bis zum basalen Drittel des Zelleibes oder gar noch weiter reichen konnte, so dass derselbe den Kern nach unten mehr oder weniger weit überragen konnte. An der Kanalseite war der Kern oft tief eingebuchtet (Fig. 12 c). Gewöhnlich war die Mündung des Kanals enger als die Mitte.

In allen beschriebenen Fällen standen die deutlich hantelförmigen Basalknötchen der Cilien im allgemeinen in Kontakt mit der freien Zelloberfläche, d. h. Kanaloberfläche, und waren die Cilien meist in der Delle resp. dem Kanallumen mehr oder weniger gut erkennbar. Da, wo sie nicht zu sehen waren, konnten sie trotzdem vorhanden sein, da die Färbung oft sehr zu wünschen übrig liess. In einigen Fällen hatte der untere Teil des Kanals, augenscheinlich infolge Drucks von seiten des angelagerten Kerns, sein Lumen verloren.

Dass der Kanal oft noch weiter heruntergereicht haben muss, als das vorhandene Lumen andeutete, liess sich leicht an einer langgestreckten, die Fortsetzung der Kanalrichtung bildenden Gruppe von Basalknötchen erkennen (Fig. 13). Die Anordnung der Basalknötchen innerhalb dieser Gruppen war sehr verschieden: In einzelnen Fällen waren sie in der langen schmalen Gruppe dicht gedrängt, in anderen Fällen waren sie im Bereich des Kerns nur sehr spärlich vertreten (s. Fig. 13) oder sie fehlten hier ganz (s. Fig. 14), so dass unterhalb des Kerns ein isoliertes Häufchen von dicht gedrängten Basalstäbchen, oberhalb des Kerns ein mit Basalknötchen und Cilien versehenes, mit dem Drüsenlumen kommunizierendes Kanälchen vorhanden war. In einem Falle (s. Fig. 15) fand sich unterhalb des Kerns ein langgestreckter Knötchenklumpen, während an der Oberfläche ein Kanal nicht zu bemerken war, vielmehr eine nur ganz leicht eingesunkene, schmale Oberfläche, die jedoch mit Knötchen und Cilien versehen war. Dieser Fall ist wohl so zu deuten, dass zwar früher ein langgestreckter, am Kern vorbeigehender Kanal sich gebildet hatte, dass jedoch bei der Zerstörung des Lumens ein infolge der hohen Lagerung des Kerns nur ganz kurzes, wohl mehr dellenförmiges Kanalstück übrig geblieben war, sich aber durch nachträgliches Heben seines Grundes wieder zu einer annähernd normalen Zelloberfläche umgebildet hatte. Die Möglichkeit ist jedoch nicht ganz ausgeschlossen, dass der an der Oberfläche befindliche Teil des Flimmerapparates aus irgend einem Grunde von vornherein dort geblieben ist. Es ist jedoch nicht recht einzusehen, warum nur ein Teil der Wimperwurzeln sich kontrahiert haben soll, ein anderer aber nicht.

Während in den eben beschriebenen Fällen der untere Teil des Kanals mit Erhaltung der Basalstäbchen zugrunde ging, fanden sich mehrere Fälle, wo das Umgekehrte stattgefunden haben musste, d. h. wo das obere, mit dem Drüsenlumen zu-

sammenhängende Kanalstück zugrunde gegangen war, oder wo, richtiger gesagt, der Kanal sich zu einer geschlossenen Cyste umgewandelt hatte (siehe Fig. 16), mit deren Oberfläche sämtliche Basalstäbchen wie mit einer normalen, freien Zelloberfläche in Kontakt standen, und in deren Lumen die sämtlich noch vorhandenen Flimmerhärchen hineinragten. Diese Flimmercyste lag immer in der Nähe des Kerns, und zwar bald oberhalb (siehe Fig. 16), bald an der Seite, bald mehr zwischen Kern und Zellbasis. Wir müssen betonen, dass in jedem Falle, wo noch eine deutliche Cyste vorhanden war, auch Basalknötchen und Cilien erhalten waren und dabei nur zur Cyste, aber nie zu der in diesen Fällen immer schmalen, an der Bildung des Drüsenlumens sich beteiligenden Zelloberfläche in Beziehung standen. Dass mit der Bildung der Flimmercyste der Prozess nicht abgelaufen ist, zeigen die Figuren 6 bei b, 17 und 18; hier fehlen an der schmalen freien Zelloberfläche jegliche Cilien und zugehörige Basalstäbchen; dagegen finden sich bald dicht oberhalb (Fig. 17), bald neben (s. Fig. 6 bei b), bald unterhalb des Kerns (s. Fig. 18) ein rundliches Häufchen von dichtgedrängten Basalstäbchen, jedenfalls der letzte Rest einer Flimmercyste. Ob diese ihre ursprüngliche Gestalt (Phalangenform) bewahrenden Knötchen auch schliesslich vollständig zugrunde gehen, wie vorher die Cilien oder was überhaupt daraus wird, können wir nicht angeben.

Auch Fall A zeigte die gleichen Vorgänge, und zwar noch reichlicher als Fall B; so fanden wir in einem Drüsenquerschnitt 14 Zellen mit je einer Flimmercyste. Auch fanden wir vielfach Flimmerzellen, welche jeglichen Zusammenhang mit der freien Oberfläche des Gesamtepithels verloren hatten und teilweise abgerundet zwischen den Basen der übrigen Zellen sassen, so dass das Epithel zu einem zweistufigen wurde (Figg. 4, 5 und 19 b). In Fig. 4 hat die betreffende Zelle Kugelform angenommen und erreicht ungefähr die halbe Höhe des

Epithels. In Fig. 5 hat sich die Zelle noch mehr verbreitert und nimmt nur $^2/_5$ der Epithelhöhe ein. In beiden Figuren sind Cilien, Basalstäbchen und Cilienwurzeln wohl erhalten. Man erkennt, dass die letzteren bis unmittelbar an die Zellbasis reichen und augenscheinlich dort an der Hautschicht resp. Membran der Zelle befestigt sind; in Fig. 4 bemerkt man, dass die Befestigungsstelle etwas dunkler gefärbt ist. In dieser Figur liegt die Flimmercyste oberhalb des Kerns, das Wimperwurzelbündel zieht im allgemeinen gerade abwärts und wird nur durch den Kerndruck etwas gekrümmt. In Fig. 5 liegt die Cyste nebst Wurzelbündel unterhalb des Kerns ganz nahe der Zellbasis. In Fig. 19 bei b liegt eine sehr regelmässige Flimmercyste zwischen Kern und Basis dicht an der letzteren. Die meisten Flimmercysten waren im Fall A meist ebenso regelmässig wie diese.

Es fragt sich nun, wie diese Vorgänge zu erklären sind.

Wie weiter oben angeführt wurde, haben Benda (3) und Ikeda (27), und zwar der erstere in einem Gliom des Rückenmarks, der letztere in den Ductuli efferentes des Nebenhodens ähnliche Verhältnisse gefunden und sie in dem Sinne gedeutet, dass hier die Entwickelung des Flimmerapparates vorliege, d. h. dass er in der Tiefe der Zelle entstehe und nach der freien Oberfläche hinaufrücke. Allerdings hat Benda (3) auch an die Möglichkeit gedacht, dass es umgekehrt sein könne, d. h. dass die an der freien Oberfläche der Zelle entstandenen Flimmerhaare in die Tiefe rückten, um da zugrunde zu gehen. Wir haben schon in unserer Darstellung die verschiedenen Befunde in den einzelnen Zellen so aneinander gereiht, wie wir uns den ganzen Vorgang denken, d. h. dass der an der Oberfläche entstandene Flimmerapparat in die Tiefe rückt, um dort zugrunde zu gehen. Wir wollen versuchen, die Gründe für die beschriebenen Vorgänge festzustellen. Wir haben gezeigt (Fall A), dass gerade die Flimmerzellen des Uterus sehr gut

ausgebildete Wimperwurzeln besitzen, die bis zur Zellbasis reichen und dort in der Hautschicht der Zelle verankert zu sein scheinen. Nun haben Hitschmann und Adler (24) gezeigt, dass schon im postmenstruellen Stadium die Epithelzellen in den Drüsen anfangen höher zu werden und dass dieses Längenwachstum in dem Intervall noch zunimmt. Da nun diese Zellen durch Kittleisten mit den Flimmerzellen verbunden sind, so werden die Flimmerzellen mitgestreckt, zumal sie meist einzeln zwischen den nichtflimmernden Zellen stecken. Zu gleicher Zeit scheinen die Flimmerzellen Flüssigkeit aufzunehmen, indem sie wie gequollen aussehen. Nun kann man sich leicht vorstellen, dass die Wimperwurzeln weniger dehnbar sind als die übrigen Zellbestandteile, das würde dann ein Zurückbleiben der mittleren Teile der freien Zelloberfläche bedingen, was wie ein Einsinken der Oberfläche aussehen würde. Nun geht aber die Delle kanalartig so tief herunter resp. liegen nach dem Verschwinden des Kanals resp. der Cyste die Basalstäbchen als letzte Reste des Flimmerapparates so tief unten, dass ein einfaches Zurückbleiben der Oberfläche bei dem Höherwerden der Nachbarzellen nicht ausreicht, um diese Erscheinungen vollständig zu erklären. Wir glauben daher noch eine aktive Kontraktion der Wimperwurzeln hinzunehmen zu müssen. Was nun den Umstand anbelangt, dass Epithelzellen mit Flimmercysten, wie in Figg. 4 und 5, gar keine Beziehung mehr zur freien Oberfläche besitzen, so würde zur Erklärung dieses Verhaltens der Widerstand der Wimperwurzeln gegen Dehnung wohl allein schon genügen, zumal die Höhe der zur basalen Zelle gewordenen Flimmerzelle in Fig. 4 ungefähr die gleiche ist, wie die Höhe der bis zur freien Epitheloberfläche reichenden Zelle in Fig. 2. Selbstverständlich würde eine aktive Kontraktion nach anfänglicher Dehnung der Flimmerwurzeln das Losreissen der Zelle ebenfalls bewirken können resp. den Effekt noch erhöhen. In Fig. 5 liegt

der ganze Flimmerapparat auf der Epithelbasis. Hier müssen wir die ursprüngliche Zellbasis an dem rechten dünnen Ende des Flimmerwurzelbündels annehmen. Die Zelle hat sich nach dem Verlust des Zusammenhanges mit der freien Oberfläche des Gesamtepithels auf die Seite gelegt, oder richtiger gesagt, sie ist wohl durch den Einfluss der sich ungleich vergrössernden Nachbarzellen zu Boden gedrückt worden. Nun liegen aber die Basalstäbchengruppen oft so tief in der Zelle, dass wir uns des Eindruckes nicht erwehren können, dass noch eine Kontraktion der Wimperwurzeln dabei mehr oder weniger eine Rolle spielt.

Gegen die Annahme, dass der Flimmerapparat in der Tiefe entstünde, um dann an die freie Oberfläche zu rücken, scheint uns auch der Umstand zu sprechen, dass bei gewöhnlichen Flimmerzellen, wie in Fig. 1, 2 und 6 bei a, die bewimperte Oberfläche verhältnismässig breit, bei den rückgebildeten Zellen, wie in Fig. 6 bei b, 16 und 18, die flimmerlos gewordene Oberfläche viel schmäler ist. Es wäre doch ganz widersinnig anzunehmen, dass bei Zellen, die eine freie Oberfläche besitzen, eine Vergrösserung dieser Oberfläche nicht durch einfache Verbreiterung der oberflächlichen Protoplasmamassen resp. Dehnung der oberflächlichen Hautschicht zustande käme, sondern dass der Zuwachs an Oberfläche dadurch bewerkstelligt würde, dass weit ab in der Tiefe der Zelle, ja zwischen Kern und Zellbasis mitten im Protoplasma eine innere, vollständig isolierte Oberfläche als Wand einer Cyste entstünde, um aufrückend bis zur freien Oberfläche zu gelangen, dort sich zu öffnen und auszubreiten. Man müsste dann noch einen Zugapparat annehmen, der von der schmalen primären Oberfläche der Zelle zu der Cyste hinziehe und durch seine Kontraktion das Aufsteigen der letzteren bewerkstellige. Wir haben aber dergleichen nicht wahrnehmen können. Speziell der in Fig. 5 abgebildete Fall würde der Ansicht grossen Widerstand entgegensetzen, denn die Zelle

müsste erst aufgerichtet werden, und zwar so, dass die Flimmercyste gegen die freie Epitheloberfläche gerichtet wäre; dann müsste die Zelle die Nachbarzellen auseinander treiben und das oberflächlich gelegene Kittleistennetz sprengen und dann noch die Cyste an die Oberfläche bringen; oder es müssten die hohen Nachbarzellen gegen das Ende des menstruellen Stadiums wieder so niedrig werden, wie die basale Zelle mit der Flimmercyste. Dann würde es allerdings der letzteren leichter gemacht sein, eine freie Oberfläche zu bilden.

Es könnte jemand bei der Betrachtung der Fig. 4 und 5 auf die Idee kommen, dass die Flimmerzellen aus basalen Ersatzzellen hervorgingen, indem diese mit vollständig im Inneren ausgebildeten Flimmerapparat sich bis zu der freien Oberfläche des Epithels strecken würden. Dem ist aber entgegenzuhalten, dass wir solche kurze basalen Zellen nur ausnahmsweise beobachtet haben, und zwar mit Flimmercysten, während, wie die anderen Figuren lehren, in weitaus den meisten Fällen die Flimmerzellen in den verschiedensten Stadien der Rückbildung des Flimmerapparates bis zur freien Oberfläche des Epithels reichen.

Es wäre noch die Frage zu erörtern, ob man aus unseren Befunden irgendwelche Schlüsse auf die Genese der Basalstäbchen ziehen könnte. Hätten Benda (3) und Ikeda (27) recht, d. h. würden die Basalstäbchen in der Tiefe der Zellen entstehen, dann könnte man wohl nicht an die Entwickelung im Sinne von Gurwitsch (18, 19) denken, da nach ihm der Flimmerapparat aus einer an der freien Epitheloberfläche gelegenen Cuticularbildung hervorgehen soll. Man müsste vielmehr an die Lenhossékschen Theorie denken, d. h. die Basalstäbchen müssten aus dem Diplosoma hervorgehen. Betrachtet man nun aber Fig. 18, so müsste die mittlere Zelle das Anfangsstadium der Basalstäbchenbildung darstellen, wobei weder die künftige Zelloberfläche als Cyste, noch die

Flimmerhaare selbst sich gebildet hätten. Es müsste in diesem Falle also das Diplosoma ganz aufgebraucht worden sein oder doch, wenn man an eine Art Sprossung der Basalstäbchen aus dem Diplosoma denken möchte, das letztere in unmittelbarer Nähe, wie in Fig. 10, oder im Innern des Basalstäbchenhäufchens liegen. Statt dessen sehen wir es aber nahe der Mitte zwischen Kern und freier Oberfläche der Zelle, während der Basalstäbchenklumpen zwischen Kern und Zellbasis zu finden ist, so dass also beide Gebilde weit voneinander abliegen und durch den Kern getrennt sind. Wir sehen also, dass in diesem Falle der Basalstäbchenklumpen sich nicht vor kurzem aus dem Diplosoma gebildet, dass aber auch ein Entwickelungsmodus im Gurwitschschen Sinne sich nicht abgespielt haben kann. Es könnte sich also hier nur um einen neuen Entwickelungsmodus, d. h. um spontane intraprotoplasmatische Genese ohne irgendwelche Beziehung zum Diplosoma handeln. Etwas Ähnliches wurde bisher jedoch nur bei künstlich mit $MgCl_2$ zur parthenogenetischen Entwickelung gebrachten Seeigeleiern gesehen (Wilson [47]), indem im Innern der Eizelle überzählige Strahlungen entstanden, in deren Innerm nachträglich centriolenartige Gebilde auftraten. Es handelt sich jedoch hier nicht um Dinge, die mit Flimmerhaarbildung irgend etwas zu tun haben. Es bleibt demnach in unserem Falle nur übrig, den Gedanken an Entwickelung aufzugeben und an Rückbildung des Flimmerapparates unter Erhaltung der übrigen Zelle zu denken. Damit ist nicht gesagt, welcher Entwickelungsmodus ursprünglich stattgefunden hat. Wir sind jedoch nicht in der Lage, etwas Bestimmtes hierüber angeben zu können; nur das ist sicher, dass, wenn auch eine Entwickelung der Basalstäbchen aus dem Diplosoma stattfinden sollte, das Diplosoma nicht verbraucht wird, wie aus den Fig. 7, 10 und 18 hervorgeht. Ausserdem zeigte mir Herr Prof. K. W. Zimmermann ein mit Eisenhämatoxylin gefärbtes Präparat von der Tube einer

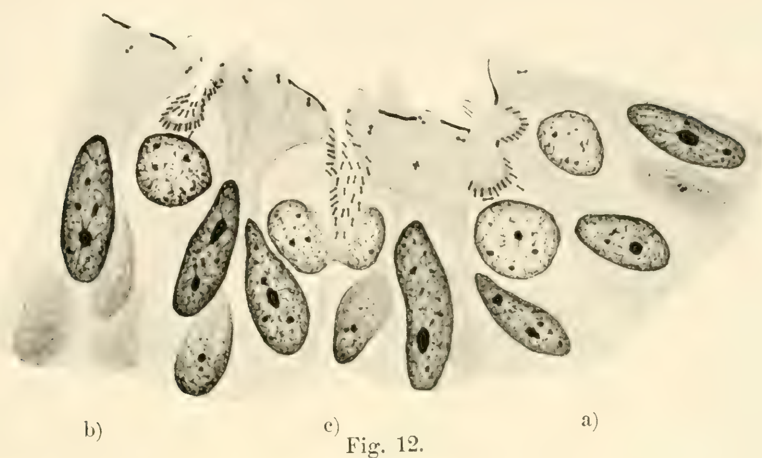


Fig. 12.


Fig. 14.


Fig. 15.


Fig. 16.

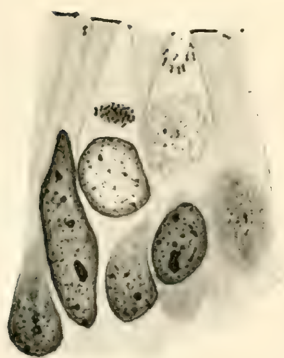

Fig. 17.



Fig. 19.


Fig. 18.

K. W. Zimmermann del.

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

schwangeren Frau, in dem ich in mehreren Flimmerzellen zwischen Kern und Basalkörperchen, und zwar näher den letzteren, je ein deutliches Diplosoma erkennen konnte. Irgendwelche andere ebenso schwarz gefärbte Körnchen waren in dem Protoplasma nicht zu sehen, so dass eine Verwechselung ausgeschlossen erscheint.

Fassen wir noch einmal kurz die Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammen, so ergibt sich, dass an den Flimmerepithelzellen des menschlichen Uteruskörpers Rückbildungserscheinungen auftreten können, wobei die Zelle erhalten bleibt, der Flimmerapparat aber unter Bildung eines Kanals, dann einer von der freien Zelloberfläche vollständig getrennten Cyste in die Tiefe rückt, eventuell bis in die Nähe der Zellbasis. Schliesslich bleibt nur noch ein Häufchen von Basalknötchen übrig. Was aus diesen wird, wissen wir nicht.

Wir glauben auch, dass die von Benda (3) und Ikeda (27) in einem Rückenmarkgliom resp. den Ductuli efferentes des Nebenhodens gemachten Befunde als Rückbildungserscheinungen aufzufassen sind, jedenfalls soweit es sich um „gänseblümchenartige" Anordnungen und Gruppierungen der Basalstäbchen, um einen kleinen Hohlraum handelt. In einer Anzahl von Fällen liess sich in den Flimmerzellen ein Diplosoma nachweisen.

Die naheliegende Frage, ob die beschriebenen Vorgänge zu den Involutionserscheinungen des Uterus im Klimakterium gehören, oder ob sie in jeder vierwöchentlichen Periode des Weibes regelmässig eintreten, können wir an unserem spärlichen Material von nur zwei Fällen nicht entscheiden, wenn man auch mit Rücksicht auf das Alter eines der beiden Individuen an die erste Möglichkeit denken möchte. Soviel scheint jedoch ziemlich festzustehen, dass der Flimmerbesatz der Zellen in der Phase der Blutung verloren geht und sich in der postmenstruellen Phase wieder neu bildet. Im Dasein der Flimmer-

zellen spielen sich also zwei periodische Vorgänge ab: Vergehen und Werden des Flimmerapparates alle vier Wochen und Schlagen der Cilien in Bruchteilen einer Sekunde.

Zum Schluss erlaube ich mir, Herrn Prof. K. W. Zimmermann, der die geschilderten Verhältnisse im Uterus zuerst gesehen, mir aber die weitere Ausarbeitung gütig überlassen und die beiliegenden Zeichnungen angefertigt, mir auch im übrigen mit seinen wertvollen Ratschlägen zur Seite gestanden hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Figurenerklärung.

Sämtliche Figuren sind nach Präparaten, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, angefertigt.

Fig. 1.—5 u. 19 vom Fall A waren noch mit Säurefuchsin nachgefärbt, während die Präparate vom Fall B (Fig. 6—18) nicht nachgefärbt waren. Infolgedessen treten nur in Fig. 1—5 u. 19 die Wimperwurzeln hervor, während solche in den anderen stark differenzierten Präparaten nicht zu erkennen sind.

Die Zeichnungen sind unter Anwendung einer Zeissschen Öl-Immersion 1/12 ohne Zeichenapparat ausgeführt und entsprechen einer ca. 1400 fachen Vergrösserung.

Fig. 1 u. 2 (in d. Mitte) Flimmerzellen aus dem Oberflächenepithel im Längsschnitt.

Fig. 3. Querschnitt einer solchen.

In den drei Figuren wird der Kern durch das Wimperwurzelbündel stark auf die Seite gedrängt.

Fig. 4. Verkürzte und von der Oberfläche zurückgezogene Flimmerzelle aus einem Drüsenschlauch. Die Flimmerhärchen liegen in einer Cyste.

Fig. 5. Das gleiche. Der Flimmerapparat ist an der Zellbasis ganz auf die Seite gelegt. a u. b die gleiche Zelle jedoch bei verschiedener Einstellung. In b sieht man die Cyste mit erhaltenen Flimmerhaaren.

Fig. 6. Oberflächenepithel. a gewöhnliche Flimmerzelle mit breiter Oberfläche, b Flimmerzelle mit rückgebildetem Flimmerapparat. Der Körnchenhaufen rechts vom Kern ist der Rest der Basalknötchen. Die freie Oberfläche ist ganz schmal geworden.

Fig. 7. Gewöhnliche Flimmerzelle mit deutlichem Diplosoma aus einer Drüse.

Fig. 8 u. 9. Beginnende Einsenkung der freien Oberfläche, resp. des Flimmerapparates. In Fig. 9 Diplosoma.

Fig. 10. Freie Oberfläche zu einem tiefgehenden flimmernden Kanal eingesunken. Diplosoma zwischen tiefstem Punkt des Kanals und dem Kern.

Fig. 11. Das gleiche. Flimmerkanal tangential getroffen. Das untere Ende der Flimmerzelle liegt nicht im Schnitt.

Fig. 12. Teil eines Drüsenschlauches mit 4 Flimmerzellen. Bei a Oberfläche mit Flimmerapparat schon tief eingesunken, b u. c zeigen je einen tangential geschnittenen Flimmerkanal, bei c ist der Kern durch den Flimmerkanal stark eingedrückt.

Fig. 13 u. 14. Der langgestreckte Flimmerkanal ist durch den Kern in ein oberes und unteres Stück getrennt. Das obere Stück hängt noch mit dem Drüsenlumen zusammen, während das untere Stück sein Lumen verloren hat, also in der Rückbildung weiter fortgeschritten ist.

Fig. 15. Ähnlich wie Fig. 13 u. 14. Doch scheint an der Oberfläche eine Restitutio ad integrum stattgefunden zu haben. Vielleicht ist ein Teil der Flimmerhaare überhaupt nicht in die Tiefe gerückt.

Fig. 16. Flimmercyste dicht oberhalb des Kerns.

Fig. 17. Basalstäbchenhaufen oberhalb des Kerns.

Fig. 18. Basalstäbchenhaufen unterhalb des Kerns. Diplosoma zwischen Kern und freier Oberfläche bis an die seitliche Zelloberfläche verschoben.

Fig. 19. (vom Fall A.) Bei a Oberfläche zu breiter Bucht tief eingesunken, wohl nur scheinbar geschlossen, da der oberste Teil der Zelle etwas schräg getroffen ist, so dass eine Kittlinie in den Schnitt fiel. Der Sekretzapfen oberhalb der Flimmerbucht gehört augenscheinlich zu einer Nachbarzelle. Bei b Flimmerzelle, welche wie in Fig. 4 u. 5 den Zusammenhag mit der freien Oberfläche verloren hat. Zwischen Kern und Zellbasis eine schöne Flimmercyste.

Literatur.

1. Ach, Alwin (1902): Beiträge zur Histologie des menschlichen Nebenhodens. Inaug.-Dissert. Würzburg 1902.
2. Apáthy, St. (1901): (Briefliche Mitteilung bei Gurwitsch 1901) Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entw., 57 Bd. (1902). p. 192 Anm.
3. Benda, C. (1901): Über neue Darstellungsmethoden der Zentralkörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Zilien mit Zentralkörperchen. Arch. f. Anat. und Physiol. (Physiol. Abt.) 1901. p. 147—157.
4. Derselbe (1905): Über die Flimmerzellen der Ependyma nach Untersuchungen von Dr. Salaman und Hans Richter. Arch. f. Anat. u. Phys. (phys. Abt.). 1905. S. 227.
5. Brockendahl, A. (1885): Über die Regeneration des Trachealepithels. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 1885. S. 361.
6. Drasch, O. (1879): Über Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitzber. der math. natw. Klasse der Wiener Akad. Bd.80. Nr. 20. 16 Okt. 1879.
7. Derselbe 1881): Zur Frage der Regeneration des Trachealepithels etc. Sitzber. der K. Akad. d. Wissensch. Wien III. Abt. Bd 83. Mai 1881.
8. Eberth (1866): Zur Kenntnis des feineren Baues der Flimmerepithelien. Virchows Arch. f. path. Anat. Bd. 35. 1866. S. 477.
9. Engelmann, Th. W. (1880): Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Arch. f. Physiol. v. Pflüger. Bd. 23. 1880 S. 505.
10. Erhard, H. (1910): Studien über Flimmerzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4. 1910.
11. Fischel, A. (1900): Zur Histologie der Urodelen-Cornea und des Flimmerepithels. Anat. Hefte. Bd. 15. 1900. S. 231.
12. Frenzel, J. (1886): Zum feineren Bau des Wimperapparates. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28. 1886. S. 53.
13. Friedreich (1850): Einiges über die Struktur der Cylinder- und Flimmerepithelien. Arch. f. path. Anat. Bd. 15. S. 535. 1850.
14. Fuchs, H. (1902): Über das Epithel im Nebenhoden der Maus. Anat. Hefte. Bd. 19. S. 311. 1902.
15. Derselbe (1902): Über das Ependym. Verhandl. d. Anat. Ges. 16. Vers. Halle. 1902 S. 226.
16. Derselbe (1904): Über Beobachtungen an Sekret- und Flimmerzellen. Anat. Hefte. Bd. 25. H. 77. S. 501. 1904.

17. Fürst, C. M. (1900): Haarzellen und Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. 18. S. 190. 1900.

18. Gurwitsch, A. (1900): Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. 17. S. 9. 1900.

19. Derselbe (1901): Studium über Flimmerzellen. Teil 1. Histogenese der Flimmerzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57. 1901. S. 184

20. Hammar, J. A. (1897): Über Sekretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat Abt. Suppl. Band Jahrg. 1897. S. 1.

21. Heidenhain, M (1894): Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43. 1894.

22. Henneguy (1898): Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Archives d'anat. microscopique. T. I. Avril 1898.

23. Henry, A. (1900): Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'epididyme chez les vertébrés supérieurs. Arch. d'anatom. microscop T. III. 1900. p. 229.

24. Hitschmann u Adler (1908): Der Bau der Uterusschleimhaut des geschlechtsreifen Weibes mit besonderer Berücksichtigung d. Menstruation. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkologie. Bd. 27. Heft 1. 1908.

25. Hoehne (1908): Vorläufige Mitteilung über das bisherige Ergebnis einer systematischen Untersuchung der Flimmerung im Gebiete des weiblichen Genitalapparates. Zentralbl. f. Gynäkol. 32. Jahrg. 1908 pag. 121.

26. Jeleniewski, Z. (1904): Zur Morphologie und Physiologie des Epithels des Nebenhodens. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.

27. Ikeda, R. (1906): Über das Epithel im Nebenhoden des Menschen. Anat. Anz. Bd. 29. 1906. S. 1 u. 76.

28. Joseph, H. (1903): Beiträge zur Flimmerzellen- und Zentrosomenfrage. Arbeiten aus dem zool. Institut der Univ. Wien etc. Bd. 14 1903. S 6

29. Derselbe (1905): Über die Zentralkörper der Nierenzellen. Verhandl. der Anat. Gesellschaft 1905.

30. Lenhossék (1898): Über Flimmerzellen. Verh. der Anat. Gesellschaft. 12. Verh. Kiel 1898. S. 106.

31. Marchi, P. (1866): Beobachtungen über Wimperepithelien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 2. 1866. S. 467.

32. Maier, H. N. (1903): Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. für Protistenkunde. Bd. 2. 1903. S. 74.

33. Mayer, S. (1897): Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. Anat. Anz. Bd. 14. 1897. S. 69

34. Mandl, L. (1911): Flimmerndes und sezernierendes Uterusepithel. Monatsschrift f. Geburtshilfe und Gynäkol. Berl. 1911. Bd. 34. S. 150.

35. Nussbaum, M (1877): Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 14. 1877.

36. Peter, K. (1899): Das Zentrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. Anat. Anz Bd 15. 1899. S. 271.

37. Prenant, A. (1890): Cellules vibratiles et cellules à plateau. Bibliogr. anat. T. 7. 1899. p. 21.
38. Pütter, A. (1904): Die Flimmerbewegung. Ergebn. d. Physiolog. Abt. II. S. 1. 1904.
39. Studnicka, F. K. (1898): Über die intercellularen Verbindungen, den sog. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Sitzber. d. Kgl. Ges. d. Wissensch. zu Prag. Math.-naturw. Kl. 1898. Nr. 22.
40. Studnicka, F. K. (1899): Über die Flimmer- und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Sitzungsber. d. Kgl. böhm. Ges. d. Wissensch. Math.-naturw. Kl. Bd. 14. 1899.
41 Tornier, O. (1866): Über Bürstenbesätze an Drüsenepithelien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 27. 1886. S. 181.
42. Tschassownikow, S. (1914): Über Becher- und Flimmerepithelzellen und ihre Beziehungen zueinander. Zur Morphologie und Physiologie der Zentralkörperchen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 84. Abt. 1. S. 150. 1914.
43. Verworn, M. (1891): Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch. f. Physiologie. Bd. 43 1891. S. 149.
44 Vignon, P. (1900): Différentiations cytoplasmiques, cils vibratiles et cuticules. Arch. de zool. expér. et génér, III. Série. T. VIII. p. III—XVIII. 7 Textfig.
45. Derselbe (1900a) Sur la signification des granulations basilaires des cils. Comptes rendus. Tome 131 (1900). p. 1232—1234.
46. Wallengren, H. (1905): Zur Kenntnis der Flimmerzellen. Zeitschrift f. allgem. Physiologie. Bd. 5. S. 351. 1905.
47. Wilson, Edm. B. (1901): Experimental studies in citologis. I, II u. III. Roux Arch. 12 u. 13 Bd. 1901.
48. Zimmermann, K. W. (1898): Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. 52. Bd. (1898) p. 552–706. Taf. 27—29.

Aus dem anatomischen Institut zu Marburg a. L.

KOPFGANGLIENLEISTEN BEI EINEM MENSCHLICHEN EMBRYO VON 8 SOMITENPAAREN

VON

OTTO VEIT

MARBURG A. L., Z. ZT. IM FELDE

Mit 12 Abbildungen auf Tafel 8/11 und 4 Abbildungen im Text.

Seit längerer Zeit bin ich mit der Durcharbeitung eines jugendlichen menschlichen Embryo beschäftigt. Ich möchte im folgenden einen einzelnen Befund herausgreifen, der mir von allgemeinem embryologischen Interesse zu sein scheint, zumal ich bei den jetzigen Verhältnissen nicht wissen kann, ob und wann ich die Bearbeitung des gesamten Präparates werde abschliessen können. Es handelt sich um den Befund einer „Kopfganglienleiste" an der Grenze von Mittel- und Vorderhirn. Der Befund wurde erhoben an einem menschlichen Embryo von 2,3 mm grösster Länge, welcher, operativ gewonnen und lebensfrisch in situ fixiert, von der hiesigen Univ.-Frauenklinik dem anatomischen Institut zur Bearbeitung überlassen wurde. Ich möchte nicht verfehlen schon an dieser Stelle Herrn Prof. Zangemeister, Direktor der hiesigen Univ.-Frauenklinik, für die Überlassung des wertvollen Materials meinen besten Dank auszusprechen.

Zur Beurteilung des allgemeinen Entwickelungsgrades des Embryo genügen hier folgende Angaben (Fig. 1). Der Embryo entspricht ungefähr dem Embryo Unger, Embryo 4 der Normentafel von Keibel und Elze. Eine Kopfkrümmung ist noch nicht vorhanden, das Schwanzende ist über den Dottersack ventral abgebogen. Das Zentralnervensystem ist nur im mittleren Teil der Embryonalanlage geschlossen, der caudale und der ganze cerebrale Abschnitt sind noch offen. 8 Paar Somite sind beiderseits ausgebildet. Der Darm hängt breit mit dem Dottersack zusammen. Die Chorda ist völlig in die dorsale Darmwand eingeschaltet.

Die Untersuchung des Nervensystems ergibt folgendes. Im mittleren Embryonalbezirk ist, wie schon angegeben, das Rückenmark geschlossen und völlig von der Epidermis gelöst. Caudalwärts in der Höhe des letzten abgegliederten Somiten öffnet sich die Medullaranlage und läuft nun allmählich sich verbreiternd und abflachend, begrenzt von anfangs hohen, dann immer niedriger und breiter werdenden Medullarwülsten gegen das Caudalende zu aus. Spinalganglien bzw. Spinalganglien-

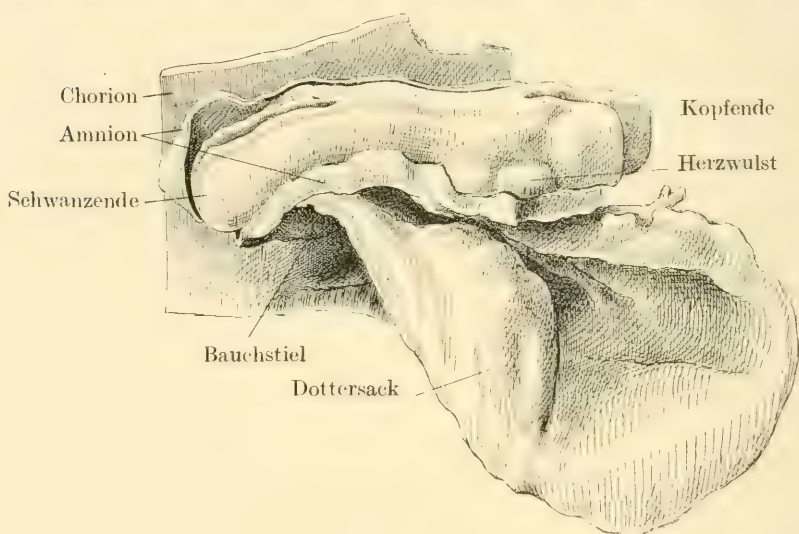


Fig. 1.

leisten sind noch nicht zu erkennen. Wir haben also ein uns wohlbekanntes typisches Entwickelungsstadium des Rückenmarkes vor uns.

Eine kurze Strecke cranial vor dem vordersten Somiten etwa in der Höhe des caudalen Endes der Herzanlage geht das Rückenmark in die Hirnanlage über. Die Hirnanlage (Fig. 2—4) ist dorsal noch völlig offen, der Verschluss des Zentralkanales und die Bildung eines Daches beginnt erst am Übergang in das Rückenmark. Die Hirnanlage liegt anfangs

noch in der gradlinigen Fortsetzung des Rückenmarkes, biegt dann aber erst langsam, dann stark nach ventral um, gekrümmt über das Ende des Kopfdarmes, und verschmilzt schliesslich an seiner Spitze mit Kopfdarm und Epidermis in der Rachenmembran. Die Gliederung des Hirnes in die bekannten drei Abschnitte ist in den ersten Anfängen erkennbar. In der Verbreiterung der Medullarspalte im caudalen Abschnitt des Hirnes erkennt man die Anlage der späteren Rautengrube; dann treten

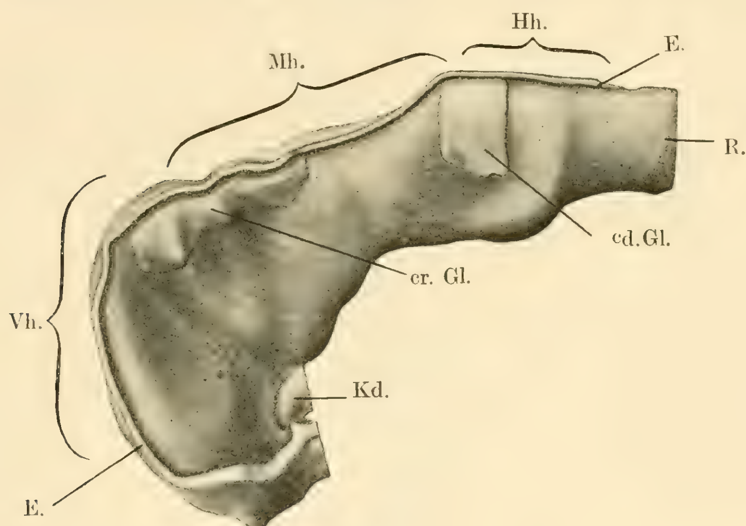


Fig. 2.

die verdickten Seitenwände auf eine kurze Strecke wieder näher aneinander heran, um nun erneut für einen längeren Abschnitt auseinander zu weichen, aber nicht so weit wie im Gebiet des Hinterhirnes. An der Umbiegungsstelle des Hirns ventral um das Vorderende des Kopfdarmes herum treten die Seitenwände wieder eng aneinander heran und grenzen so den Mittelhirnbezirk cranial ab. Nun öffnet sich das Hirn breit nach vorn, indem die Seitenwände sich aufbiegen, um in die Epidermis überzugehen. Dieser Teil ist die Vorderhirnanlage.

Auf Einzelheiten der Hirnanlage[1]) soll später in der ausführlichen Bearbeitung des gesamten Embryo eingegangen werden. Hier interessiert uns eine besondere Erscheinung an den dorsalen Abschnitten der Seitenwände im Grenzgebiet von Vorderhirn zu Mittelhirn und von Mittelhirn zu Hinterhirn. Es finden sich hier gut ausgeprägte „Kopfganglienleisten", die aus den Seitenwänden nach lateral und ventral hervorsprossen. Die Erscheinung ist an beiden Seiten fast völlig gleich entwickelt.

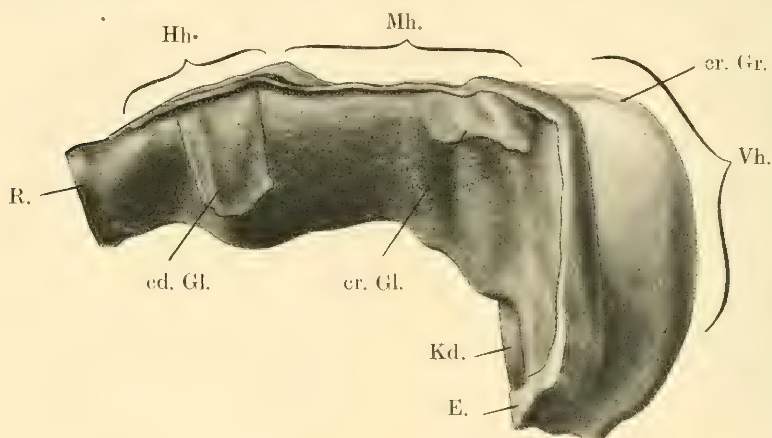


Fig. 3.

Um zunächst über die Formerscheinungen der Ganglienleisten im ganzen ein klares Bild zu bekommen, wurde ein Plattenmodell der Hirnanlage bei 200 facher Vergrösserung angefertigt. Man erkennt, dass die Ganglienleiste in zwei vollkommen getrennte Bezirke zerfällt, die ich als craniale und caudale Kopfganglienleiste bezeichnen möchte. Die craniale

[1]) Die linke Hirnhälfte überragt die rechte etwas und zwar um 13 Schnitte zu 10 μ. Eine mechanische Läsion liegt nicht vor. Ich werde später an anderer Stelle auf diese Erscheinung zurückkommen. Hier nur soviel, dass ich die Differenz nur für eine vorübergehende zufällige Erscheinung halte und ihr keine weitere Bedeutung für die Beurteilung der Güte des Präparates beimesse.

Leiste entspringt aus dem dorsalen Randabschnitt der Hirnseitenwand, wo diese sich mit der Epidermis verbindet. Sie beginnt, ziemlich plötzlich und stark nach lateral hervorsprossend, im caudalen Abschnitt des als Vorderhirnanlage zu deutenden Teiles der Cerebralanlage und erstreckt sich, links über 19 Schnitte zu 10 μ, rechts über 14 Schnitte zu verfolgen,

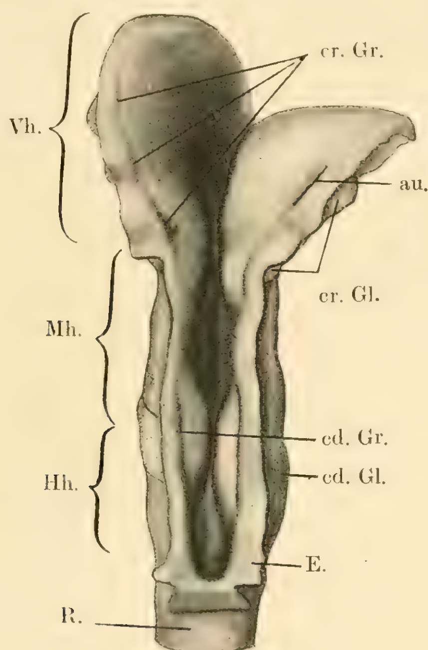


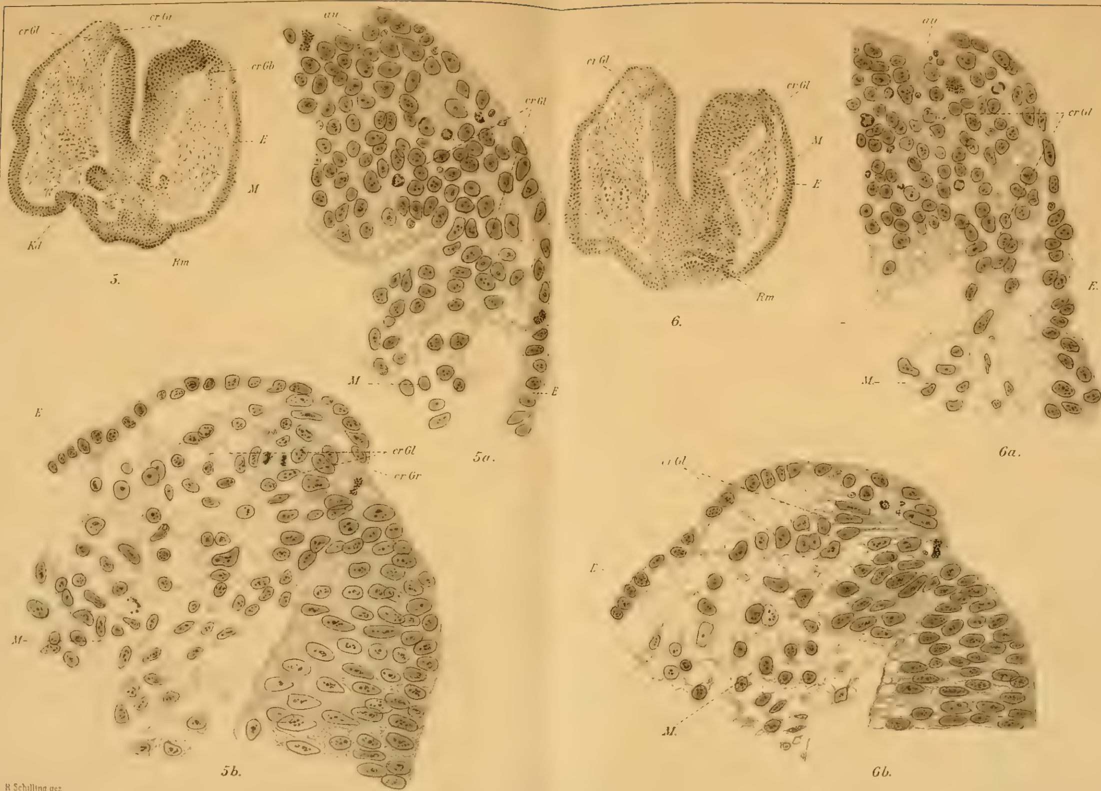
Fig. 4.

nach rückwärts bis in den Anfangsteil der Mittelhirnanlage. Hier verstreicht die Leiste allmählich. Die ventrale Ausdehnung der Leiste ist nur gering, so dass sie im ganzen ein bandförmiges Gebilde darstellt. An der medialen Fläche der Hirnwand findet sich entsprechend der Ganglienleiste eine Furche dort, wo sich die Epidermis auf die Hirnwand heraufschiebt. Die Furche ist, besonders an der rechten Seite, im cranialen

Teile deutlich ausgeprägt, entsprechend dem starken Ausbildungsgrad der Leiste, während sie weiter caudalwärts undeutlicher wird. Untersuchung der Schnittbilder ergibt, dass diese Ganglienleistenrinne nicht der Ausdruck einer Hirnwandeinstülpung ist, sondern dadurch entsteht, dass die dorsale Kante der Hirnwand sich unter die Epidermis nach lateral herausschiebt, so dass die Epidermis mit scharfer Kante über der Hirnwand abschneidet.

Die caudale Ganglienleiste findet sich als kürzeres, breiteres, flächenhaftes Gebilde an der Grenze von Mittelhirn und Hinterhirn. Auch sie entspringt aus dem dorsalen Randabschnitt der Hirnseitenwand, schiebt sich aber dann als flächenhafte Platte an der Hirnseitenwand eine Strecke ventral herab. Sie ist auf der rechten Seite in 11 Schnitten zu 10 μ links in 9 Schnitten nachweisbar. Ihr dorsaler Teil ist ziemlich dick, was am Modell nicht so in die Augen springen kann, weil sie noch ventral rasch an Dicke abnimmt, um mit zugeschärftem Rand frei neben der Hirnseitenwand zu enden. An der medialen Fläche der Hirnwand findet sich ebenso wie im Bereich der cranialen Leiste eine Ganglienleistenrinne, welche aber auch nicht einer Hirnwandausstülpung ihre Entstehung verdankt, sondern auch hier zustande kommt dadurch, dass die Epidermis sich auf die Hirnwand heraufschiebt.

Untersuchen wir nun nach Feststellung der groben Formerscheinungen der Ganglienleisten ihren genaueren Aufbau. In Figur 5 gebe ich ein Querschnittsbild der cranialen Ganglienleiste, welches uns gleich alle Einzelheiten dieser Bildung zeigt. Der Schnitt geht durch den caudalen Teil der Vorderhirnanlage. Wir sehen die Hirnwand ventral in die Rachenmembran übergehen, links ist die äusserste Kuppe des Kopfdarmes getroffen. Die Hirnwände begrenzen, parallel gelagert, den schmalen Ventrikelspalt, biegen dann, rechts stärker als links, nach dorsolateral um und verbinden sich mit der Epidermis. Die Ver-



R. Schilling gez.

Veit

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

bindung erfolgt so, dass die einschichtige Epidermis sich auf die Fläche der Hirnwand heraufschiebt und hier mit deutlichem Rande endet. Die Epidermis begrenzt so die Ganglienleistenrinne. Auf der linken Seite ist dies besser zu erkennen als rechts, weil rechts schon die Umbiegung der Hirnwand nach ventral getroffen ist, also die Hirnoberfläche schräg getroffen ist. Rechts weist dafür die Hirnoberfläche gerade neben der Verbindung mit der Epidermis eine grubenartige leichte Einziehung auf, die ich für das erste Anzeichen der später hier auftretenden Augenanlage halten möchte, wie sie z. B. der Embryo Pfannenstiel III, Normentafel Keibel-Elze Embryo Nr. 6, zeigt. Von einer Einstülpung der Wand kann man noch nicht sprechen. Die Seitenwand schiebt sich aber nun beiderseits weiter nach lateral unter die Epidermis und springt als Kopfganglienleiste über die Hirnaussenfläche vor. Rechts sieht man nun wie die Zellen des freien Randes der Leiste im ganzen sich von der Hirnwand zu lösen beginnen. Es treten Spalten zwischen den Zellen auf, die Zellen selbst sind nahe am Hirn noch rundlich, werden dann mehr spindelig und gehen weiter ventralwärts über zu den Zellen des Mesenchyms, welches den Raum neben dem Hirn ausfüllt, so dass keine Unterscheidung vom Kopfmesenchym mehr möglich ist. Links ist diese Abgabe von Zellen aus der Ganglienleiste bzw. der Hirnwand noch deutlicher ausgeprägt. Die Auflockerung der Zellen beginnt schon in der Hirnwandleiste selbst. Die Zellen nehmen typische Spindelform an oder bilden selbst mehrere Fortsätze, schieben sich ventralwärts heraus, verbinden sich durch feine Protoplasmafortsätze mit den Zellen der benachbarten Epidermis und ventralwärts mit den Mesenchymzellen des Mesoderms, so dass eine scharfe Abgrenzung der Ganglienleiste gegen das Mesoderm überhaupt nicht möglich ist. An der Ganglienleiste selbst sind die von ihr abstammenden Zellen noch färberisch unterschieden von den mesodermalen Mesenchymzellen, sie sind etwas dunkler

gefärbt; dieser Unterschied schwindet aber auch ganz allmählich. Figur 6 gibt einen 30 μ weiter cranialwärts gelegenen Schnitt wieder. Er zeigt im wesentlichen das gleiche Bild. An der rechten Seite ist die Einsenkung der Hirnfläche, die ich für das erste Anzeichen der Augenanlage halten möchte, deutlicher zu erkennen. Die Stelle der Loslösung von Zellen aus der Ganglienleiste ist schmäler geworden, da es der zweite Schnitt der rechten Leiste ist; die Ablösung selbst, die Umwandlung der rundlichen Hirnwandzellen in Mesenchymzellen und ihre Verbindung durch Plasmafortsätze mit Epidermis und Mesoderm ist sehr deutlich zu erkennen. Besonders schön zeigt die linke Seite das Heraustreten von Zellen aus der Kante der Hirnwand, ihre Umwandlung in Mesenchymzellen und ihre Verbindung mit Epidermis und Mesoderm. Fig. 7 gibt einen Schnitt 100 μ weiter vorn durch die vorderste Kante der linken Ganglienleiste wieder. Nur wenige Zellen sind es noch, die aus der Hirnwand heraustreten. Die Umwandlung der Mesenchymzellen ist sehr gut zu erkennen, ebenso die zahlreichen Plasmafortsätze untereinander und zu den benachbarten Epidermiszellen. Das Kopfmesoderm liegt etwas weiter ventral ab; deutlich sind aber Protoplasmafäden zu ihm zu verfolgen. Es entstehen so Bilder, die an die zahlreichen Befunde über Mesenchymentwickelung erinnern, wie sie besonders schon v. Szily (1908) abgebildet hat. Diese drei besprochenen Schnitte zeigen das typische Bild der cranialen Kopfganglienleiste. Sieht man die Schnitte bei schwacher Vergrösserung an, so hat man direkt den Eindruck, dass Zellen in breitem Strom aus der Hirnwand zum Mesoderm ventralwärts herausquellen. Bei schwacher Vergrösserung heben sich auch besonders gut die Zellen, die aus der Ganglienleiste stammen, durch ihre etwas dunklere Färbung ab. An einzelnen wenigen Schnitten stehen die Zellen nicht mehr in der ganzen Breite der abgebogenen Seitenwand mit der Hirnwand in Verbindung, sondern beginnt von ventral

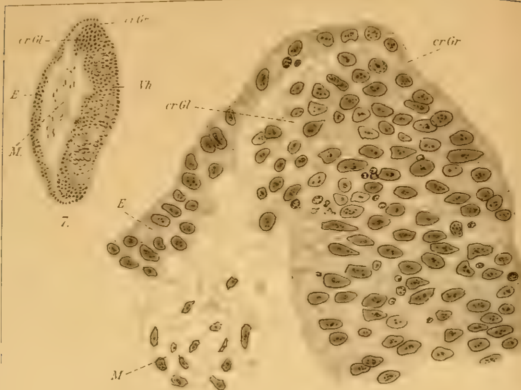
her die Hirnwand sich deutlich abzugrenzen. In der dorsolateralen Ecke besteht aber stets ein direkter Übergang von der Kopfganglienleiste in die mesenchymatischen Massen. Fasse ich den Befund über die craniale Kopfganglienleiste zusammen. Der dorsale Abschnitt der Hirnwand schiebt sich lateral unter die Epidermis über die Hirnaussenfläche vor und entsendet aus seinem Rand Zellmassen, die unter Änderung ihrer Zellform sich dem übrigen Kopfmesenchym beimischen.

Untersuchen wir nun die Hirnanlage zwischen cranialer und caudaler Kopfganglienleiste. Hier ist die Hirnaussenfläche überall gut abgesetzt gegen das Kopfmesenchym. Der dorsale Rand der Hirnwand biegt auch nicht nach lateral um. Es fällt auf, dass das Kopfmesenchym im dorsalen Winkel zwischen Epidermis und Hirnanlage oft etwas zusammengedrängt erscheint, sich auch etwas dunkler färbt und mehr rundliche Zellen aufweist, ein Zusammenhang mit den Zellen der Hirnwand besteht aber nicht. Einzelne Schnitte direkt caudal von der cranialen Kopfganglienleiste zeigen noch deutlich eine Verbindung der dorsolateralen Hirnwanddecke mit dem Kopfmesoderm durch auswandernde Zellen. Eine Leistenbildung im Zusammenhang mit der cranialen Leiste findet aber nicht mehr statt. Ich gebe in Fig. 8 einen Schnitt, der 4 Schnitte zu 10 μ caudal vom sichern Ende der rechten, 9 Schnitte zu 10 μ caudal vom Ende der linken cranialen Ganglienleiste liegt. Ich glaube aus diesen Bildern schliessen zu dürfen, dass die craniale Leiste sich früher caudalwärts weiter ausgedehnt hatte, und halte die einzelnen Stellen mit Austritt von Zellen aus der Hirnwandecke in das Kopfmesenchym für die letzten Andeutungen hiervon. Solche einzelnen Stellen finden sich bis nahe an den cranialen Rand der caudalen Kopfganglienleiste, so dass ich es nicht für ausgeschlossen halten möchte, dass ursprünglich beide Leisten eine Einheit bildeten. An diesem Objekt ist dies nicht der Fall, vielleicht nur weil die caudale

Kopfganglienleiste schon in anders gerichtete Differenzierung eingetreten ist.

Denn ein ganz anderes Bild bietet sich dar, wenn wir die caudale Kopfganglienleiste untersuchen. Fig. 9 gibt einen Schnitt durch die Mitte der rechten, den hinteren Rand der linken Kopfganglienleiste wieder. Der Schnitt trifft das Grenzgebiet von Mittel- und Hinterhirn. Die Hirnseitenwände stehen senkrecht, die Verbindung mit der Epidermis erfolgt ebenfalls durch Heraufschieben der einschichtigen Epidermis auf den Rand der Hirnwand. Aus der dorsolateralen Ecke der Hirnwand entspringt beiderseits mit schmaler Basis die Ganglienleiste und schiebt sich an der Aussenfläche des Hirns ventral herab, um mit zugeschärftem Rande zu endigen. Die Ganglienleiste ist überall gut abgesetzt vom umgebenden Mesenchym. Die Zellen der Leiste bilden zwar auch eine aufgelockerte Masse, die einzelnen Zellen nur zum Teil rundlich, haben zum Teil plumpe Plasmafortsätze, eine Umwandlung in Mesenchymzellen ist nicht erfolgt. Wir haben in der caudalen Kopfganglienleiste das echte Bild einer Ganglienanlage vor uns.

Ich habe versucht, eine objektive Schilderung des Befundes zu geben. Die Richtigkeit der Beobachtungen wird, wie ich hoffe, durch die beigegebenen Abbildungen zur Genüge erhärtet. Der Befund an sich ist ein auffallender. Soweit ich die einschlägige Literatur kenne und jetzt in allerdings beschränkter Zeit habe durchsuchen können, sind Beobachtungen über Kopfganglienleisten, welche der beschriebenen cranialen Kopfganglienleiste entsprechen, weder beim Menschen, noch auch bei Säugern erhoben. Auch in unseren Lehr- und Handbüchern habe ich keine Angaben finden können. Was nun das weitere Schicksal der Kopfganglienleisten anlangt, so ist wohl der Schluss erlaubt, dass die craniale Leiste völlig in Mesenchym aufgelöst wird unter Vermischung mit dem übrigen Kopfmesenchym, wie es Goronowitsch (1893) eingehend für



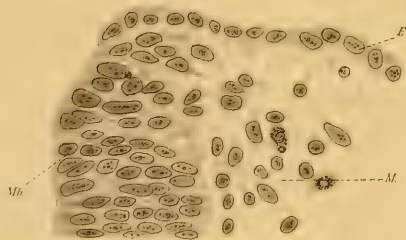
7.

7a.



8.

9.



8a.



9a.

Veit.

Lith Anst v K Wesser, Jena

Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

Vogelembryonen beschrieben hat. Weiter sind dann naturgemäss Beobachtungen nicht möglich. Die caudale Leiste ist wohl als die erste Anlage der bekannten Kopfganglienleiste, aus welcher die Hirnnerven des Medulla-oblongata-Gebietes sich entwickeln, aufzufassen. Welche Nerven im besondern aus diesem frühzeitig angelegten Teil entstehen, ist naturgemäss an diesem einen Objekt nicht zu entscheiden. Dass bisher keine gleichartigen Befunde für die craniale Leiste bei Mensch und Säuger vorliegen, dürfte damit zusammenhängen, dass sie sich sehr rasch nach ihrem ersten Auftreten in Mesenchym auflöst und die Verbindung mit der Hirnwand verliert.

Bei den übrigen Wirbeltieren sind in allen Klassen reichlich entsprechende Beobachtungen gemacht worden, seit von vielen Seiten im Anschluss an die Arbeiten von Balfour (1878) und van Wyhe (1883) die Kopfentwickelung untersucht worden ist. Die ersten Angaben über die Bildung von Mesenchym aus den Kopfganglienleisten dürften von Kastschenko (1888) und Goronowitsch (1893) herrühren. Die Beobachtungen sind von vielen Forschern bei Anamniern und Sauropsiden bestätigt worden, von einzelnen Autoren bestritten. Soweit ich die Lage übersehen kann, erkennt die Mehrzahl der Forscher die Befunde bei der Häufung des positiven Materials an. Es ist hier nicht der Ort, die Bedeutung des Befundes in embryologischer und vergleichender Hinsicht auseinanderzusetzen; es hiesse dies die schwierigen Streitfragen der Mesenchymbildung und Keimblattlehre, sowie der Theorie des Wirbeltierkopfes anschneiden. Ich habe selbst zu beiden Fragen bei früherer Gelegenheit prinzipiell Stellung genommen (1911, 1916). Es scheint mir nur von Interesse, dass jetzt auch für die Säuger, speziell für den Menschen, eine Beobachtung vorliegt, die denen bei den anderen Wirbeltieren entspricht. Ich hoffe später die Frage bei Säugern weiter verfolgen zu können.

Zitierte Literatur.

1. F. M. Balfour, A monograph on the developement of elasmobranch fishes. London 1878.
2. N. Goronowitsch, Untersuchungen über die Entwicklung der sog. „Ganglienleisten" im Kopf der Vogelembryonen. Morpholog. Jahrbuch, Bd. 20. 1893.
3. N. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz., Bd. 3. 1888.
4. F. Keibel und C. Elze, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1908.
5. A. von Szily, Über das Entstehen eines fibrillären Stützgewebes im Embryo und dessen Verhältnis zur Glaskörperfrage. Anat. Hefte, Bd. 35. 1908.
6. O. Veit, Die Lehre von der Spezifität der Keimblätter bei den Wirbeltieren. Naturwissensch. Rundschau, 1911.
7. — Zur Theorie des Wirbeltierkopfes. Anat. Anzeiger, Bd. 49, 1916.
8. J. van Wyhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandl. d. Koninkl. Akademie van Westenschappen, Afduling natuurkunde, 22, deel. Amsterdam. 1883.

Erklärung der Abbildungen im Text und auf den Tafeln 8/11.

Fig. 1. Übersichtsskizze nach dem Plattenmodell eines menschlichen Embryo von 2,3 mm grösster Länge. Modell ausgeführt in Vergrösserung 100:1; Zeichnung 1:4.

Fig. 2. Plattenmodell der Hirnanlage, ausgeführt in Vergrösserung 200:1; Zeichnung 1:2. Ansicht von links.

Fig. 3. Dasselbe. Ansicht von rechts.

Fig. 4. Dasselbe. Ansicht von dorsal. Die Ganglienleisten sind punktiert.

Fig. 5. Querschnitt durch den caudalen Teil des Vorderhirns, Schnitt 365—3. Vergrösserung 110:1.

Fig. 5a. Dasselbe. Rechte craniale Kopfganglienleiste bei starker Vergrösserung.

Fig. 5b. Dasselbe. Linke craniale Kopfganglienleiste bei starker Vergrösserung.

Fig. 6. Querschnitt 30 μ weiter cranialwärts, Schnitt 366—3. Vergrösserung 110:1.

Fig. 6a. Dasselbe. Rechte craniale Kopfganglienleiste bei starker Vergrösserung.

Fig. 6b. Dasselbe. Linke craniale Kopfganglienleiste bei starker Vergrösserung.

Fig. 7. Querschnitt durch das vorderste Ende der linken cranialen Kopfganglienleiste, Schnitt 370—1. Vergrösserung 110:1.

Fig. 7a. Dasselbe bei starker Vergrösserung.

Fig. 8. Querschnitt durch das Mittelhirn zwischen den beiden Kopfganglienleisten, Schnitt 361—1. Vergrösserung 110:1.

Fig. 8a. Dasselbe. Rechte dorsale Hirnkante bei starker Vergrösserung.

Fig. 9. Querschnitt durch die Grenze von Mittelhirn und Hinterhirn, Schnitt 355—1. Vergrösserung 110:1.

Fig. 9a. Dasselbe. Rechte Seite bei starker Vergrösserung.

Die mikroskopischen Zeichnungen wurden ausgeführt in schwacher Vergrösserung mit Winkel Objektiv 3a, Ocular 2, in starker Vergrösserung mit Zeiss Apochromat-Immersion 2 mm, Compens. Ocular 4.

Abkürzungen.

cr. Gl.	= craniale Kopfganglienleiste	Mh.	= Mittelhirn
cd. Gl.	= caudale Kopfganglienleiste	Hh.	= Hinterhirn
cr. Gr.	= craniale Kopfganglienleistenrinne	R.	= Rückenmark
		Kd.	= Kopfdarm
cd. Gr.	= caudale Kopfganglienleistenrinne	Rm.	= Rachenmembran
		M.	= Kopfmesoderm.
au.	= Augenanlage u. rechte cr. Gr.	E.	= Epidermis

Vh. = Vorderhirn.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Tübingen.

ÜBER DIE

NONIUSFELDER DER MUSKELFASER.

BEITRAG IV ZUR SYNTHETISCHEN MORPHOLOGIE (TEILKÖRPERTHEORIE).

VON

MARTIN HEIDENHAIN,
TÜBINGEN.

Mit 21 Figuren im Text.

Einleitung.

In Bd. II von „Plasma und Zelle", S. 615 ff., habe ich unter dem Namen der Noniusperioden eine Erscheinung innerhalb der Querstreifung der Muskelfaser beschrieben und näher besprochen, welche bisher fast ganz unbekannt war. Es handelt sich nach meiner Wahrnehmung in den fraglichen Fällen immer darum, dass im Längsschnitte der Muskelfaser die sich wiederholenden Perioden der Querstreifung oder Inokommata (Muskelkästchen oder Muskelfächer der Autoren) bei zwei parallel liegenden Faserbündeln „nach Art der Konstruktion eines Nonius aneinander gesetzt sind, so dass eine Zahl von n Kommata der einen Seite einer Zahl von n + 1 Kommata der anderen Seite entspricht". „Die ganze von dieser Verschiebung betroffene Querstreifungsfolge kann sehr verschiedene Ausdehnung besitzen; die Zahl n + 1 kann 2, 3, 4, 5, ja bis 20 und mehr betragen."

Damals schon hatte ich bemerkt, dass das Vorkommen der Noniusperioden ein allgemeines ist, bezog mich aber vorzugsweise auf das Myokardium des Menschen und erläuterte die Erscheinung an der hier wiederum reproduzierten Fig. 1, welche im Jahre 1901 in äusserst genauer Weise nach einem Vanadiumhämatoxylinpräparat mit Hilfe des Abbeschen Apparates zustande gebracht wurde. Die Z-Streifen oder Teleophragmen (vielleicht besser: Myosepten), welche die Inokommata oder Querstreifungsfolgen voneinander trennen, traten damals in den

Präparaten dieser Art mit so vollkommener Deutlichkeit hervor, dass ich sie mit dem Stifte in der Hand im Felde des Abbeschen Apparates ganz genau nachzeichnen konnte. Unsere Fig. 1 ist demnach ein aktenmässiger Beleg für die in Frage stehende Erscheinung und ich darf mich wiederum auf sie berufen; sie ist in „Plasma und Zelle“ sowie in meiner Originalarbeit vom Jahre 1901 farbig abgedruckt und hier nur insoferne verändert, als ich zur Bequemlichkeit des Lesers die Glieder der Noniusperioden mit Ziffern bezeichnet habe.

Betrachten wir zunächst die Stelle bei A, so haben wir dort ein vollkommen typisches Ereignis. Am Anfang der Periode bei 1 haben wir eine vollkommene Identität des Komma durch die ganze Dicke der Faser hindurch, während in der Mitte der Periode diese Kontinuität aufgehoben ist, so dass die Kommata der rechten und linken Seite gegeneinander verschoben sind. Am Ende der Periode wiederum bei den nebeneinander stehenden Ziffern 7 und 8 ist die totale Identität des Kommas in der Querrichtung der Faser wieder hergestellt. Zählen wir nun die Kommata der rechten und linken Faserhälfte ab, so kommen wir auf ein Verhältnis von 7:8, d. h. wir haben einerseits ein Komma mehr. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in den Noniusperioden bei B und D, während die grosse Periode bei C sehr viel ausgedehnter ist und ein Verhältnis von etwa 17:18 Kommata ergibt.

Ich bin nun seinerzeit wohl darauf aufmerksam geworden, dass die Einschiebung eines überzähligen Kommas auf der einen Seite der Periode ein besonders wichtiger Umstand ist; auf der anderen Seite bin ich aber nicht zu der Erkenntnis durchgedrungen, dass die Unterschiede in der Längenausdehnung der hierdurch bedingten Strukturverschiebung von nebensächlicher Bedeutung sein möchten. Neuerdings hat sich jedoch herausgestellt, dass die gewissen Zahlenverhältnisse von 1:2, 2:3, 3:4, ... 7:8, ... 17:18 usf. von

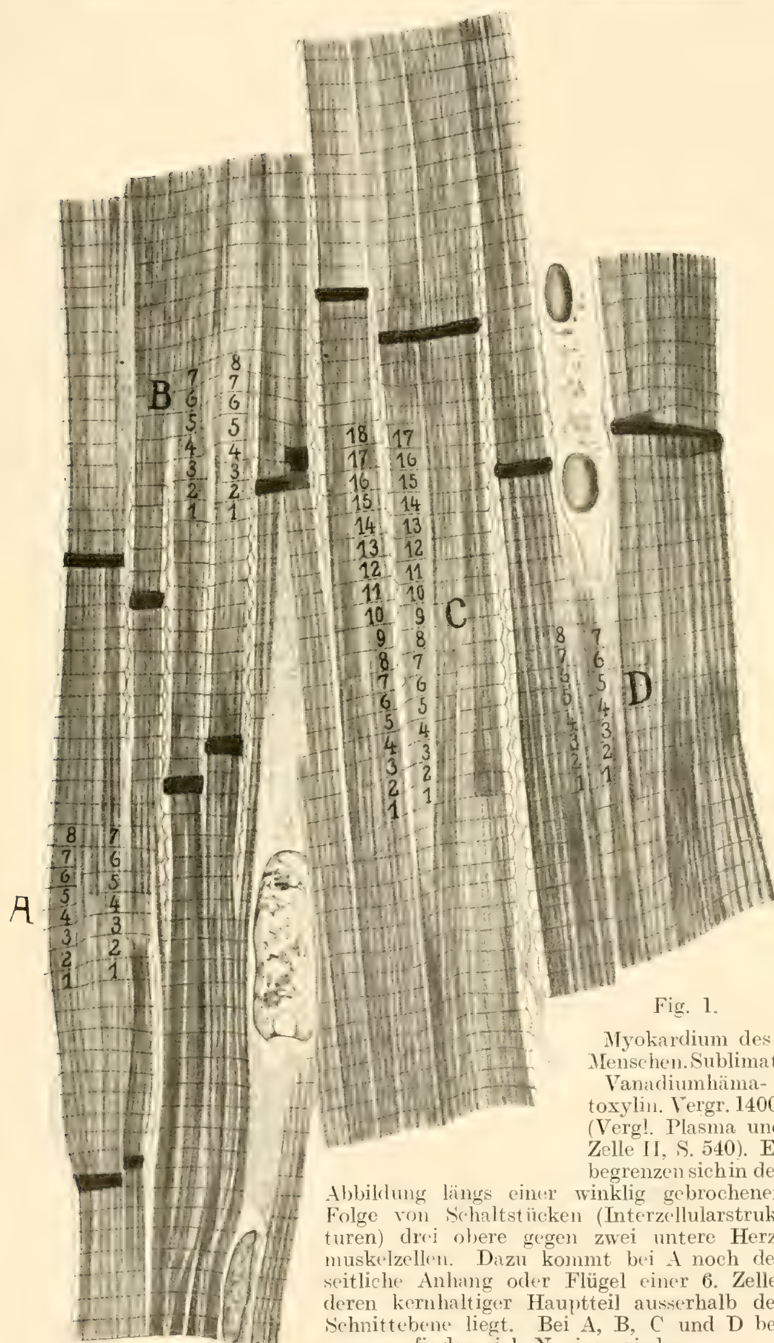


Fig. 1.

Myokardium des Menschen. Sublimat, Vanadiumhämatoxylin. Vergr. 1400. (Vergl. Plasma und Zelle II, S. 540). Es begrenzen sich in der Abbildung längs einer winklig gebrochenen Folge von Schaltstücken (Interzellularstrukturen) drei obere gegen zwei untere Herzmuskelzellen. Dazu kommt bei A noch der seitliche Anhang oder Flügel einer 6. Zelle, deren kernhaltiger Hauptteil ausserhalb der Schnittebene liegt. Bei A, B, C und D befinden sich Noniusperioden.

Nebenbedingungen zufälliger Art abhängig sind. Sicherlich sind sie sekundär, und das Wesentliche ist somit ganz allein, dass auf der einen Seite der Faser ein Komma mehr gezählt wird.

Was die Verursachung der Noniusperioden anlangt, so habe ich mich in „Plasma und Zelle“, S. 615 f., darüber wie folgt geäussert.

„Dass es sich um blosse Verschiebungen der Struktur, hervorgerufen durch geringe ungleichartige Kontraktionen, handelt, ist kaum anzunehmen, denn man würde dann nicht begreifen, wo das fehlende Komma der einen Seite hingeraten ist. Vielmehr kann es sich nur um eine wahre Struktureigentümlichkeit handeln, und in diesem Falle sind zwei Erklärungsmöglichkeiten gegeben; es liegen nämlich entweder irgendwelche Entwickelungsmöglichkeiten vor, denen zufolge sich in der Tat eine n-Seite von einer (n + 1)-Seite scheidet, oder aber es handelt sich in dem betreffenden Faserabschnitte um schiefe Längsschnitte schraubig strukturierter Teile der Fasern. Eventuell könnten beide Fälle in der Natur vertreten sein; gegenwärtig indessen bin ich der Meinung, dass die Schraubenhypothese einen höheren Grad der Wahrscheinlichkeit des Zutreffens für sich hat.“ Im Anschlusse hieran habe ich versucht zu zeigen, wie man sich die schraubige Aufwickelung des Kommas denken muss, wenn man im schrägen Längsschnitte der Faser das Bild einer Noniusperiode erhalten soll. Hierzu gebe ich heute noch die folgenden weiteren Ausführungen.

Die Schraubenhypothese war damals ihrem wahren Charakter nach lediglich eine Fiktion; direkt beobachtet wurden die schraubigen Windungen nie. Es war daher ungemein auffallend, dass alle Einzelheiten des mikroskopischen Bildes mit jener Fiktion in sehr vollkommener Übereinstimmung waren. Und so ist es mir denn im letzten Jahre gelungen, jene Schrauben in den Muskelfasern des Hundes tatsächlich auf-

zufinden und zwar in deutlichster Form. Liegt die Achse der Schraube im Schnitt, so kann man unter fortwährendem Heben und Senken des Tubus eine Windung nach der anderen verfolgen und deutlich feststellen, wie das Komma nach Art einer Wendeltreppe um die Schraubenachse herumläuft. Dies ist gewiss ein relativ einfaches Verhältnis, aber es mag im ersten Augenblicke nicht ganz leicht sein, sich die Sachlage plastisch vorzustellen, und man wolle dabei folgendes beachten.

Die Fibrillierung des Muskels läuft selbstverständlich immer streng parallel der Faser, hat also mit der erwähnten schraubigen Form der Ausdifferenzierung der Querstreifung ursächlich direkt nichts zu tun. Nun stellen im normalen Falle die Kommata bekanntlich eine reine Querdifferenzierung auf der Basis des parallelen Fibrillenzuges vor und sie liegen dann wie ein Satz ebener Scheiben übereinander. Bei schraubiger Aufwindung hingegen verhält sich die Querstreifung wie ein dickes Band, welches um die Achse der Faser herumgelegt ist, wobei die Touren des Bandes direkt aufeinander aufruhen. Man denke sich eine derartige Faser durch eine Mittelebene in zwei Hälften zerlegt, eine vordere und eine hintere, dann wird beispielsweise in einem bestimmten Falle das Komma in der vorderen Hälfte beim Verlauf vom linken Rande der Faser bis zum rechten eine Steigung um die halbe Höhe des Kommas erleiden und von da ab in die hintere Faserhälfte übertretend und zum linken Rande zurücklaufend abermals um denselben Betrag sich erheben, so dass die ganze Steigung gleich der ganzen Höhe des Kommas ist und am Schlusse der vollkommenen Umdrehung das Ende der ersten Windung haarscharf und genau über ihrem Anfange zu liegen kommt. Indem sich die zweite Windung gleich der ersten verhält usf., gelangen wir zu einer regelrechten Aufwindung des Kommas um die Faserachse.

Wie meine neueren Beobachtungen gezeigt haben, ist die schraubige Aufwindung der Querstreifung um die Faserachse nur ein einfachster Spezialfall neben vielen anderen bei weitem zusammengesetzteren Bildungen. Die Muskelfasern zeigen nämlich sehr häufig im Längsschnittbilde *mehrere Noniusperioden nebeneinander*, und dementsprechend gleicht die querstreifige Struktur einem Bündel von Schrauben, welche seitlich untereinander verwachsen sind. Es ist meine Absicht nicht, auf diese enorm komplizierten Anordnungen heute näher einzugehen, vielmehr gilt die vorliegende Arbeit einer zweiten Gruppe von Noniusperioden, bei denen die schraubige Steigung der Querstreifung vollkommen fehlt

Ich konstatiere also, dass wir zwei Reihen oder *zwei grosse Gruppen von Noniusperioden haben, solche mit reiner Querstreifung* — „*reine Perioden*“ — *und solche mit Schrauben- oder Spiralstreifung*, „*schraubige Perioden*“. In beiden Reihen handelt es sich offenbar nur um geringfügige und noch dazu gleichsinnig gerichtete Varianten der normalen Entwickelung, und da die Reihe mit reiner Querstreifung ausserordentlich viel leichter zu untersuchen ist, so habe ich es für vorteilhafter gehalten, zunächst einmal diese durchzuarbeiten und auf ihre Ursachen zurückzuleiten. Damit stelle ich die genaue Bearbeitung der schraubigen Formen einstweilen für später zurück. Beide Reihen verteilen sich, wie es scheint, mit Vorliebe auf verschiedene Muskelgebiete — je nach den mehr zufälligen Bedingungen der Entwickelung —, so dass sie nicht schwer auseinander zu halten sind.

Bei den reinen Perioden kann man ebenso wie bei den schraubigen je zwei Untergruppen unterscheiden: *einfache* Noniusperioden, wobei die Faser lediglich *zwei* parallel liegende Faserabschnitte mit anscheinender Streifenverschiebung aufweist, und *zusammengesetzte* Noniusperioden

mit mehreren bis vielen nebeneinander gestellten Fibrillenbündeln, von denen immer zwei beliebig gewählte Nachbarn das nämliche Phänomen der Noniusfolge erkennen lassen. Diese Unterscheidung hat jedoch nur beschränkten Wert, da es sich hier wie dort um genau dasselbe Ding handelt. Da nun die zusammengesetzten Perioden das bei weitem anschaulichere Beobachtungsmaterial geliefert haben, nehmen wir sie zur Grundlage der nachfolgenden Darstellung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung gipfeln in der Folgegerung, dass die Inokommata Teilkörpernatur besitzen, ein Resultat, welches für die allgemeine Theorie der Organisation des tierischen Körpers von hoher Bedeutung ist. Aber auch der empirische Befund für sich allein ist der Kenntnisnahme wert, da es mir nämlich gelungen ist, zahlenmässige Beziehungen zwischen den verschiedenen Teilen der Muskelstruktur aufzudecken.

Material und Methode der neuen Untersuchung.

Das Thema der Noniusperioden hatte ich seit dem Anfange des Jahrhunderts im Auge behalten, weil es sich ja häufig ereignet, dass eine ins Stocken geratene Untersuchung noch nach vielen Jahren durch einen glücklichen Zufall in der Beobachtung oder durch eine neu auftauchende Idee wieder aufleben und weitergeleitet werden kann. Beides traf bezüglich der Noniusperioden im Herbste des Jahres 1916 zusammen.

Es wurde bei uns ein Hund, ein altes Tier (Hund A, ein alter Spitz), getötet, um dem Kadaver die Schilddrüse zu entnehmen, und bei dieser Gelegenheit fiel mir einer der Zungenbeinmuskeln auf, der M. sternothyreoideus, welcher, weil lang, dünn und vollkommen parallelfaserig, für Unterrichts- und Untersuchungszwecke sehr geeignet erschien. Ich trennte den Muskel zunächst vom Brustbein ab, liess ihn aber am Kehl-

kopf hängen; darauf umschnitt ich den Kehlkopf und nahm ihn samt dem Muskel heraus. Das auf diese Weise erhaltene Präparat konservierte ich frei hängend in 5%iger Trichloressigsäure, wobei das sternale Ende angeschlungen und befestigt, der am unteren Ende befindliche Kehlkopf noch überdies mit einem Bleigewicht von 100 g belastet wurde[1]). Die auf diese Weise bewerkstelligte Extension mag ca. 20% der Länge des Muskels betragen haben.

Was die Trichloressigsäure anlangt, so erwähne ich, dass sie ein hervorragendes Mittel zur Konservierung des quergestreiften Muskels ist, vorausgefsetzt, dass das Präparat nach der Fixierung sofort in 96%igen Alkohol übertragen wird, der weiterhin vielmals gewechselt werden muss. Die Einbettung habe ich durch Schwefelkohlenstoff bewirkt, dünn geschnitten (4—5 μ, Serien!) und meist mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Nur bei wenigen Schnitten habe ich, um den Streifen Z herauszubringen, meine Methode, mit Brillantschwarz-Phenosafranin zu färben, angewendet. Da das hierbei erhaltene Resultat für die Zwecke der Untersuchung genügte, konnte ich auf die Herstellung einer grösseren Anzahl von Präparaten dieser Art verzichten; es hatte sich nämlich bei mehrfachen Versuchen herausgestellt, dass das Färbungsresultat nach der Fixierung mit Trichloressigsäure leider ein recht wechselndes ist.

Was die Präparate von dem ersten Hunde anlangt, so zeigten sie eine ideale Konservierung (s. weiter unten) und liessen sich in Eisenhämatoxylin prächtig färben. Sie enthielten ausschliesslich (!!) die „reinen“ Noniusperioden und waren leicht zu untersuchen. Daher wurden diese Präparate der vorliegenden Arbeit zugrunde gelegt, und es waren schliesslich

[1]) Das Gewicht muss in solchen Fällen vollständig mit einer dicken Schicht Paraffin überzogen werden, weil die Trichloressigsäure das Metall stark angreift.

so viel gute Schnitte vorhanden, dass diese auch in den mikroskopischen Kursen zur Verteilung gelangten.

Nach Abschluss des Manuskriptes habe ich mich wegen der besonderen Resultate, die sich ergeben hatten, veranlasst gesehen, noch einen zweiten und dritten Hund zu töten (Hund B und C) und den gleichen Muskel einzulegen. Der Muskel von Hund B wurde wiederum mässig extendiert, zeigte sich im Schnittbilde ebenfalls recht gut konserviert, enthielt jedesfalls nur sehr geringfügige Verziehungen (durch Kontraktion) und wies im allgemeinen ganz die gleichen Verhältnisse auf wie das erstere Objekt.

Bei Hund C verfuhren wir indessen anders. Wir fixierten den Muskel der einen Seite in natürlicher Länge und den Muskel der anderen in ungespanntem mässig verkürztem Zustande. Die Präparate beider Seiten wiesen mikroskopisch das Bild des ruhenden Muskels auf, liessen aber hier und dort an Stelle der „reinen“ die „schraubigen“ Noniusperioden erkennen, welche letzteren demnach, wie schon erwähnt, auf irgend eine Weise als besondere Varianten der ersteren angesehen werden müssen.

Diese neueren Erfahrungen bestätigen demnach in jeder Hinsicht die Resultate, die schon bei dem ersten Hunde erhalten worden waren, und es lag demnach keine Veranlassung vor, an unserer Darstellung nachträglich irgend eine Änderung eintreten zu lassen.

Zeichnungen.

Die Zeichnungen wurden sämtlich mit Hilfe des Abbeschen Apparates angefertigt, und zwar habe ich, um eine grösstmögliche Genauigkeit zu erreichen, den Aufriss in den meisten Fällen selber angefertigt. Herr Universitätszeichner Dettelbacher hat dann die definitive Ausführung der Zeichnungen nach den Präparaten übernommen und bestens ausgeführt.

Wir haben dem vorliegenden sachlichen Interesse zu dienen versucht, indem wir die meisten Abbildungen in dem Zustande einfacher Umrisszeichnungen belassen haben. Einige wenige vollständig ausgeführte Figuren habe ich jedoch der Arbeit mitgegeben, welche nach der folgenden besonderen Methode angefertigt worden sind.

Eine wirklich genaue Abbildung der quergestreiften Muskelstruktur zu liefern, ist bekanntlich sehr schwer, denn das Objekt zeigt einerseits eine ungemeine Gesetzmässigkeit des Aufbaus, andererseits im einzelnen wiederum viele Unregelmässigkeiten der Anordnung, auf deren Wiedergabe nicht durchaus verzichtet werden kann, da das Bild sonst als Schema wirkt. Dabei handelt es sich in zeichnerischer Hinsicht vor allem um die Lösung einer besonderen Aufgabe: es muss nämlich das negative Bild der Struktur, d. s. die lichten Durchgänge zwischen den Fibrillen und Säulchen, ebenso richtig aufgefasst und wiedergegeben werden wie das positive Bild der farbig hervortretenden Teile. Leidet eines von beiden, so wird die Wiedergabe unnatürlich erscheinen. Es ist nun eine schwierige, kaum lösbare Aufgabe, in einer umfänglichen Abbildung die Fibrillen und die einzelnen Glieder der Querstreifung so sicher und richtig mit dem Pinsel hinzusetzen, dass das Negativbild nicht leidet.

Ich bin nun diesmal auf ein Auskunftsmittel verfallen, welches uns bei der vorliegenden und einer weiteren Muskelarbeit[1]) die wesentlichsten Dienste geleistet hat. Wir haben einen Glacékarton, also ein Papier mit Kreideüberzug, benutzt und die Querstreifung in kontinuierlichem Zuge mit Tusche aufgesetzt. Die lichten Durchgänge haben wir dann mit einem spitzen Schaber durch die getönte Zeichnung hindurchgerissen.

[1]) Über progressive Veränderungen der Muskulatur bei Myotonia atrophica. Beitr. zur path. Anat. und zur allgemein. Path. herausgegeben von A. Aschoff, Bd. 64, 1918.

Man kann auf diese Weise, indem man wie mit einer Radiernadel arbeitet, leicht alle hellen Lichter in die Zeichnung hineinbringen, und wir haben so mit Hilfe dieses Verfahrens gleichsam spielend Aufgaben überwunden, die sonst unlösbar erschienen. Die vollständig ausgeführten Muskelabbildungen zeigen erstlich den sorgfältigen Aufriss des Abbeschen Apparates und zweitens in den Einzelheiten wenigstens ein vortreffliches Übersichtsbild, wie man es auf andere Art nicht erreichen könnte.

Analytischer Teil.

a) Der Aufbau der Noniusfelder.

Bei der Untersuchung der Längsschnitte des M. sternothyreoideus vom Hund A zeigte sich, dass das Objekt in einem sehr vollkommenen Ruhezustand befindlich war, und dieser Umstand war ausschlaggebend für die weitere wissenschaftliche Ausnützung. Es ist bekannt, dass der quergestreifte Muskel bei der Konservierung mit beliebigen Mitteln leicht in verschiedenen Kontraktionszuständen erstarrt; dann treten allerhand Kontraktionsknoten und unregelmässige Verschiebungen der Querstreifung auf, welche die Beobachtung der Objekte erschweren oder selbst ihre weitere Verwendung unmöglich machen. Für die Trichloressigsäure ist jedoch charakteristisch, dass sie in vielen Fällen im Gegensatz zu anderen Fixierungsmitteln den Muskel in einer mehr oder weniger vollkommenen Ruhelage erstarren lässt, welche vielleicht mit einem geringen Grade der Quellung verbunden ist. In dem vorliegenden Falle nun zeigte der Muskel ein sehr schönes, ruhiges Bild, bei Abwesenheit aller eigentlich so zu nennenden Kontraktionswellen oder -knoten — ein Bild von so vollständiger Gleichartigkeit der Struktur, wie ich es jedenfalls seit meinen Untersuchungen

über den Herzmuskel am Anfange des Jahrhunderts nicht mehr gesehen habe[1]).

Die Ruhelage der Muskelstruktur lässt sich natürlich auch durch genaue Ausmessung der Höhe der Kommata leicht nachweisen und ich erhielt demgemäss bei unserem Objekte an den verschiedensten Stellen Werte von besonders guter Übereinstimmung. Zum Zwecke feinerer Messungen benutze ich seit mehr als 20 Jahren ein Mikrometerokular Nr. 18 von Zeiss, welches mir gestattet, Strukturdifferenzen von 0,25 μ noch einigermassen gut abzuschätzen. Mit diesem Okular erhielt ich auf eine Strecke von 125 μ bei 10 verschiedenen Messungen 51, 55, 55, 56, 56, 56, 57, 58, 58, 59 Kommata, also eine bei der Veränderlichkeit des Muskels sehr grosse Übereinstimmung, und die Höhenausdehnung des Kommas beträgt demgemäss bei meinen Präparaten durchschnittlich 2,2 μ, wobei berücksichtigt werden muss, dass eine Extension von etwa 20 % vorlag. Jedenfalls hatte ich ein Material in Händen, das für feinere Untersuchungen an der Querstreifung sehr geeignet erschien, um so mehr, als die E.H.-Färbungen wunderbar scharfe und klare Bilder ergeben hatten.

Es zeigte sich nun schon bei dem ersten Anblick, dass in der ruhenden Querstreifung eine Unzahl unregelmässig gebauter Stellen vorhanden waren, — trotz normaler Höhe der Kommata. Unter diesen unregelmässigen Stellen fielen sofort die einfachen Noniusperioden auf, und die weitere Umschau ergab alsbald, dass auch zusammengesetzte, vielgliederige Perioden in dem Muskel in Menge vertreten waren.

Ist die Zahl der nebeneinander gestellten Fibrillenbündel

---

[1]) Ich empfehle, die Muskulatur zum Zwecke feinerer histologischer Untersuchungen niemals lebenswarm zu fixieren; denn in diesem Falle erhält man sehr leicht — meistens — unregelmässige Verziehungen der Struktur durch wechselnde Kontraktionszustände. Man lasse den Muskel erkalten und absterben, so dass er reaktionslos zur Fixierung gelangt. Man erhält alsdann bei weitem regelmässigere Bilder.

oder **Pfeiler**, deren Querstreifung gegeneinander verschoben erscheint, gering, so lässt sich die Sachlage leicht übersehen. Man vergleiche die nebenstehende Fig. 2 aus dem Brachioradialis des Menschen mit drei Pfeilern und entsprechend zwei Noniusperioden. Diese Pfeilerbildungen (Pilae musculares) müssen strenge von den Muskelsäulchen Koellikers (Columnae musculares) unterschieden werden, denn sie entstehen, wie wir weiter unten sehen werden, erst auf Grund einer besonderen Variation in der Entwickelung der Querstreifung, während die Säulchen Koellikers aus der Vermehrung der Fibrillen durch Längsspaltung unmittelbar hervorgehen (vgl. „Plasma und Zelle“, Bd. II, S. 583 ff.).

In unserer Fig. 2 sind die drei Pfeiler von ungleicher Breite, ein Nebenumstand, der ohne jede weitere Bedeutung ist; geschieden werden sie voneinander durch besondere Längsspalten, welche für die Noniusperioden sehr charakteristisch sind, sich oftmals durch geringe Schrumpfung erweitern und dann schon bei schwächerer Vergrösserung auffällig werden. Im übrigen zeigt unsere Fig. 2 in einem weiten Gebiete — dem **Noniusfelde** — das typische Bild der Streifenverschiebung. Dabei bemerkt man, dass die Verschiebung in der Noniusperiode zur Linken viel weiter ausgedehnt ist als in der zur Rechten, Verhältnisse, die einem erheblichen Wechsel unterworfen sind.

Findet man in einem Faserabschnitte viele Noniusperioden nebeneinander gestellt, so pflegt man die Sachlage erst dann zu übersehen, wenn man das betreffende Feld mit dem Abbeschen Apparate aufgerissen, die Zahl der Pfeiler bestimmt und die Kommata durchgezählt hat. Einen allgemeinen Eindruck erhält man jedoch von den vielgliederigen Perioden schon bei schwacher Vergrösserung dadurch, dass an den gewissen Stellen eine konvergierende oder fächerartige Anordnung der Kommata zutage tritt (Fig. 3), eine Erscheinung,

welche durchaus demonstrabel ist und bei der Schönheit unserer Präparate wie eine besondere dekorative Musterung der Faser in gefälliger Weise hervortritt.

Wir gehen nun in der Einzelbetrachtung von unserer Fig. 3 aus, welche im ganzen 14 Pfeiler und somit

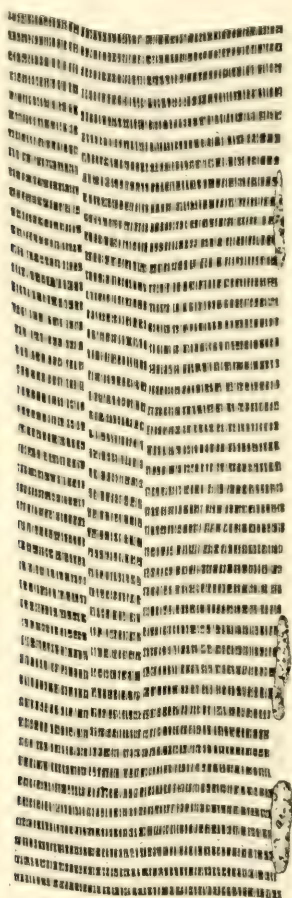


Fig. 2.

M. brachioradialis vom Menschen. Trichloressigsäure, Eisenhämatoxylin, Vergr. 880. Ein sehr schönes Beispiel eines Noniusfeldes mit drei Pfeilern, zwei Noniusperioden und zwei Kommata im Überschusse. Der Leser mache den Versuch das keilförmige Feld (vgl. Fig. 6) zu konstruieren.

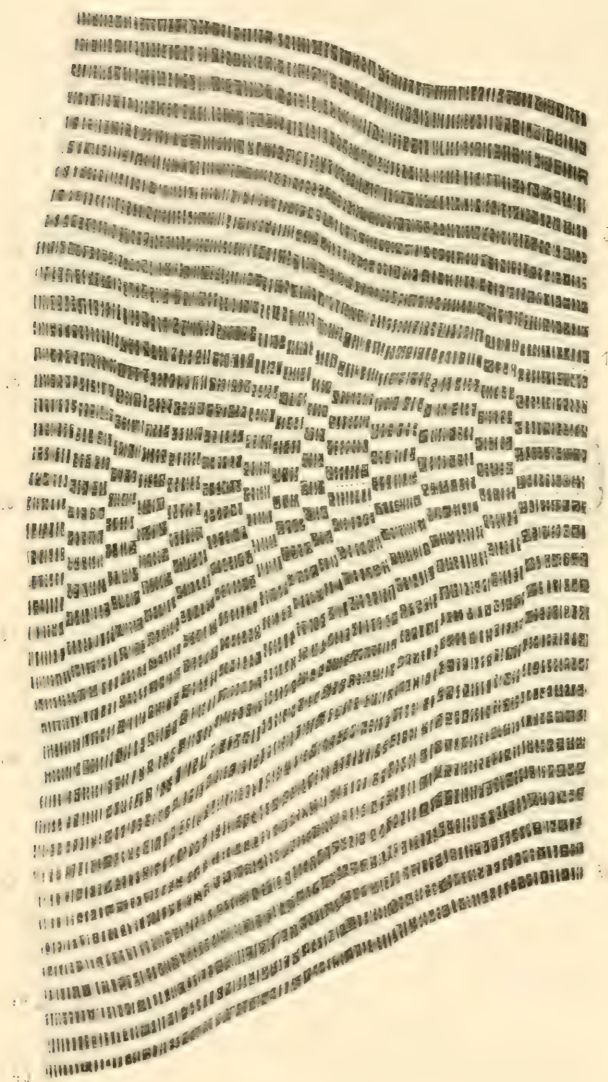


Fig. 3.

M. sternothyreoideus, Hund. Trichloressigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. 1440. Noniusfeld mit 14 Pfeilern, 13 Noniusperioden und 13 Kommata im Überschusse. Die Ausweichung der durchlaufenden Querstreifung findet beiderseits der Sphenode statt (vgl. Fig. 6).

13 Noniusperioden im Nebeneinander enthält. Bei der Betrachtung der Abbildung bitte ich in Rechnung zu ziehen, dass es sich um eine E.H.-Färbung handelt, welche nur die anisotrope Substanz oder die Q-Streifen wirklich stark gefärbt hervortreten lässt, so dass die Lage der Kommata aus der Lage dieser Streifen heraus abtaxiert werden muss. Noniusfelder dieser Art sind in unseren Schnitten in massenhafter Zahl vorhanden; sie zeigen bei einer zunächst nur übersichtlichen Betrachtung ohne weiteres mehrere auffallende Erscheinungen.

Erstlich findet man in dem zentralen Gebiete des Noniusfeldes ein besonders unruhiges Bild der Querstreifung, davon herrührend, dass in den benachbarten Fibrillenbündeln oder Pfeilern die schwarzen Querstreifen stark gegeneinander verschoben sind. Zweitens ergibt sich, dass von hier aus nach beiden Enden des Feldes hin ein gewisser Ausgleich dieser Verschiebungen statthat und die Streifen sich allmählich durch die ganze Breite der Faser hindurch wiederum in identischer Lage anordnen. Hierbei findet jedoch drittens einerseits oder beiderseits des Feldes eine Schiefstellung der durchlaufenden Querstreifung statt, so dass beispielsweise in unserer Fig. 3 die Streifen am oberen Ende der Abbildung von links oben nach rechts unten und am unteren Ende umgekehrt von links unten nach rechts oben verlaufen. Dies muss an vierter Stelle zu der Vermutung führen, dass wir am linken Rande der Faser in unserem Falle mehr Streifen haben als am rechten. Zählen wir demgemäss ab, so haben wir in unserer Abbildung rechts 30, links 43 Kommata, also zur Linken einen Überschuss von 13 Perioden der Querstreifung!

Es kann nun keine Rede davon sein, dass wir hier eine Verschiebung der Struktur durch unregelmässige Kontraktion vor uns haben, denn die Querstreifungsfolgen oder Kommata befinden sich nachweislich alle in ruhendem Zustande. Dies

lässt sich auch durch Messung in einfacher Weise feststellen. Lege ich das Lineal an die rechte Seite der Figur, so messe ich auf 30 Querstreifungsfolgen 128 mm, pro Komma also 4,26 mm; an der linken erhalte ich ebenso für jedes Komma der Zeichnung eine Höhenausdehnung von 4,11 mm. Das sind

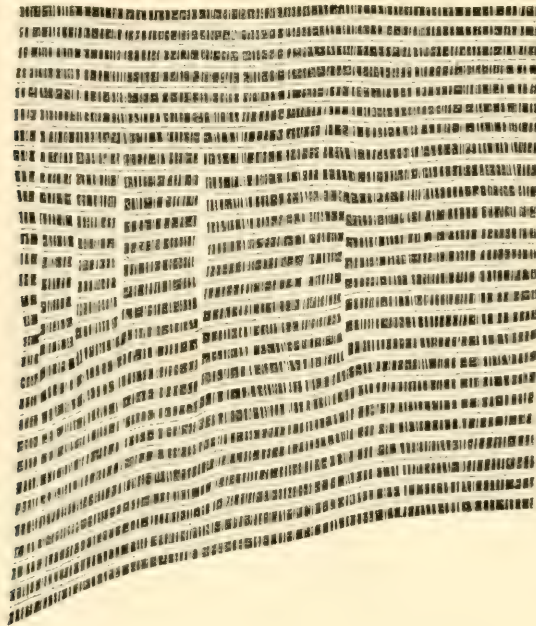


Fig. 4.

M. sternothyreoideus, Hund. Trichloressigsäure, Brilliantschwarz-Phenosafranin. Vergr. 1280. Ausfärbung mit guter Darstellung des Z-Streifens. Noniusfeld mit 6 Pfeilern, 5 Noniusperioden und 5 Kommata im Überschusse. Die Spalten zwischen den Pfeilern sind durch gelinde Schrumpfung erweitert. Man bemerke die vollkommene Kontinuität der Querstreifung oberhalb und unterhalb der keilförmigen Figur.

demnach — die Fehlerquellen eingerechnet — identische Werte, und die Faser befindet sich in absoluter Ruhelage. Wir haben es demgemäss mit einer realen Vermehrung der Kommata in der Richtung von dem rechten zum linken Rande der Figur zu tun.

Zu dem nämlichen Resultate gelangt man, wenn man die Z-Streifen oder Telophragmen ausfärbt (Fig. 4). Es stellt sich dann heraus, dass dicht oberhalb und unterhalb eines jeden Noniusfeldes die Telophragmen durch die ganze Faser hindurch kontinuierlich verlaufen, so dass die Felder beiderseits von Querstreifen eingefasst sind, die tatsächlich in der ganzen Querausdehnung der Faser von absoluter organischer Identität sind. Da kann also unmöglich irgend eine gewaltsame Sprengung oder Verschiebung der Muskelstruktur stattgefunden haben, welche etwa zu einer Häufung der Kommata auf der einen Seite hätte Anlass geben können; wollte man das Gegenteil behaupten, so würde man nicht begreifen, wo bei dem im übrigen sehr regelmässigen Aufbau des Noniusfeldes die auf der einen Seite der Faser beobachtete Überzahl der Kommata hätte herkommen sollen.

In unserer Figur 3 sind die 14 Pfeiler so nebeneinander gestellt, dass sie nur schmale Spalten zwischen sich fassen. Ich muss jedoch hinzufügen, dass bei den meisten Fasern meiner Präparate die Pfeiler in der Querrichtung etwas eingeschrumpft sind, so dass sie vielfach durch breitere Spalten voneinander getrennt werden (Fig. 4), die schon bei schwacher Vergrösserung auffällig hervortreten und die Lage der Noniusfelder andeuten. Auf die Frage dieser besonderen Spalten und ihrer leichten Erweiterungsfähigkeit werden wir weiter unten noch zurückkommen.

Wir haben also in unserer paradigmatischen Figur 3 im ganzen 14 Pfeiler und einen Überschuss von 13 Kommata zur Linken. Das durch diese Ziffern zum Ausdruck kommende Zahlengesetz kehrt in allen zusammengesetzten Noniusfeldern wieder. Haben wir also eine Zahl von n Pfeilern, so haben wir einerseits eine Zahl von n—1 Kommata im Überschusse. Durch die Auffindung dieser algebraischen Beziehung zwischen Pfeilerzahl und Quer-

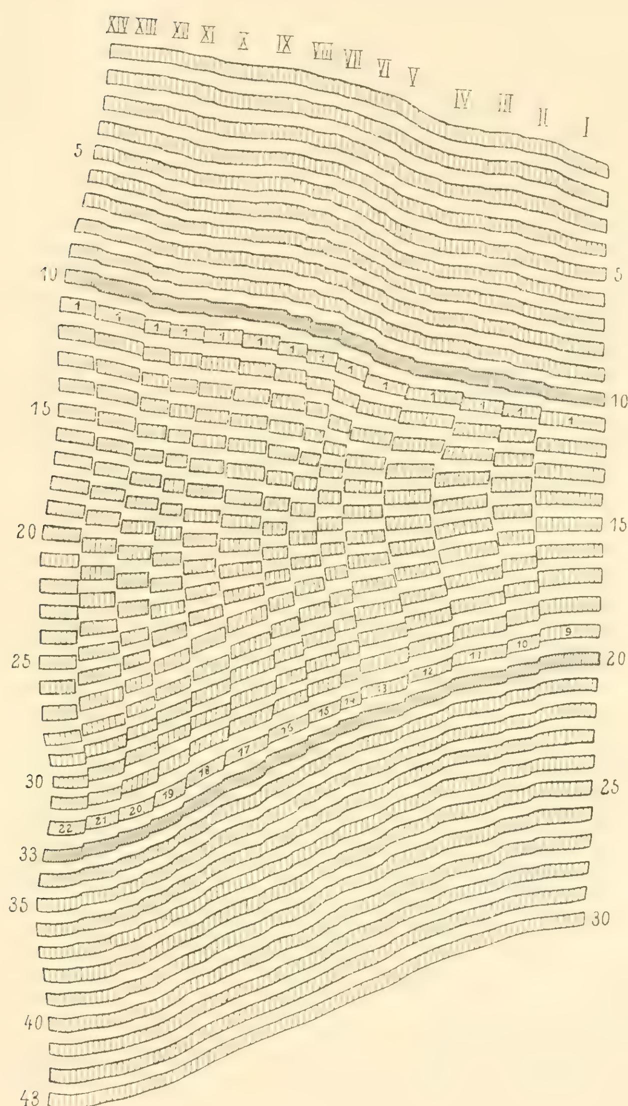


Fig. 5.

Pause von Fig. 3 mit der Auszählung der Kommata im Noniusfelde. Letzteres befindet sich ungefähr zwischen dem Komma 10—20 rechts und 10—33 links. Die Zählung ergibt von Pfeiler I—XIV der Reihe nach 9, 10, 11, 12, 13, 14 u. s. f. bis 22 Kommata. Mithin haben wir 22 weniger 9 gleich 13 Kommata im Überschusse.

streifung wird aufs neue dargetan, dass die vorliegenden Variationen der Muskelstruktur nicht irgendwie auf artefizieller Umlagerung der quergestreiften Substanz beruhen, sondern dass ihnen entsprechende Variationen der Entwickelung zugrunde liegen müssen. Zu einer genaueren Einsicht in den Gegenstand kann man jedoch nur dadurch gelangen, dass man die Stellen, welche die vermehrte Streifenzahl enthalten, in der Längenrichtung der Faser beiderseits bestimmt begrenzt und zwischen den angenommenen Grenzen die Zahl der Kommata in allen Pfeilern der Reihe nach abzählt. Dadurch gelangt man auf den Weg zu weiteren Erkenntnissen.

Wir legen also in Fig. 5 eine Pause unseres Paradigmas (Fig. 3) vor und laden zu folgender Betrachtung ein. Wir beginnen am oberen Ende und am rechten Rande der Figur und untersuchen fortschreitend ein Komma nach dem anderen mit Rücksicht auf die Frage ihrer vollkommenen Identität in der Querrichtung der Faser. So gelangen wir etwa bis zu Komma Nr. 10, welches ohne Zweifel durch den ganzen Faserquerschnitt hindurch vollkommen kontinuierlich ist. Ein solcher Streifen ist, wie man das an den entsprechend gefärbten Präparaten ohne weiteres sieht, von zwei in sich zusammenhängenden Telophragmen eingeschlossen. Wir wollen also den Streifen 10 — willkürlich und approximativ — als obere Grenze des Noniusfeldes annehmen. Schreiten wir am rechten Rande der Figur weiter bis zum 15. Streifen fort, so sehen wir, dass wir jetzt mitten im Gebiete der Streifenverschiebungen angekommen sind, denn die Identität des 15. Streifens kann in der Richtung auf den linken Rand hin bis zu der ebendort mit der Ziffer 15 bezeichneten Stelle in gar keiner Weise irgendwie durch Konstruktion hergestellt werden. Schreiten wir weiterhin rechter Hand bis zum 20. Streifen fort, so sehen wir, dass wir das Gebiet der Störung überwunden haben, denn es ist klar, dass dieser Streifen wiederum durch die ganze Quer-

ausdehnung der Faser sich erstreckt, wobei er aber an der linken Seite der Figur als Komma 33 auftritt. Nehmen wir diesen Streifen als untere Grenze des Noniusfeldes an, so haben wir damit dasjenige Gebiet der Faser, welches genauer zu untersuchen ist, eingeengt und bestimmt umschlossen.

Die weitere Untersuchung ist nunmehr an unserem Aufriss leicht durchzuführen. Wir bestimmen die Anzahl der Kommata, welche sich in jedem einzelnen Pfeiler zwischen den beiden Grenzen befindet, und erhalten als Resultat: in Pfeiler I 9, in II 10, in III 11, in IV 12, in V 13 Kommata usf., bis wir in Pfeiler XIV 22 Kommata haben — vgl. die von mir in den 19. Querstreifen eingesetzten Ziffern. Wir erhalten mithin in dem eingeengten Felde 22 Kommata am linken und 9 am rechten Rande, ergibt eine Differenz von 13 zugunsten der linken Seite, wie wir früher schon in anderer Weise festgestellt hatten. Neu in die Erscheinung getreten ist jedoch der besondere Umstand, dass die 14 Pfeiler zugleich 13 Noniusperioden bedeuten, weil jeder Pfeiler ein Komma mehr als der vorhergehende und ein Komma weniger als der folgende besitzt.

Mithin erhalten wir bemerkenswerterweise eine einfache Zahlenrelation zwischen der Summe der Pfeiler einerseits und der Summe der überschüssig gebildeten Kommata andererseits. Wir haben nämlich in unserem Beispiel 14 Pfeiler und 13 Noniusperioden, ferner die Zahl der Kommata von einem Pfeiler zum anderen um ein Glied wachsend und darum schliesslich einen Überschuss von 13 Kommata entsprechend der Zahl der Noniusperioden. Dies Zahlengesetz gilt allgemein, gleichviel wie gross die Anzahl der Pfeiler in einem Noniusfelde ist; oder wir können auch sagen: haben wir n Pfeiler, so haben wir n—1 Noniusperioden und ebenso an der Basis des Feldes n—1 Querstreifungsfolgen im Überschusse. Untersuchen wir demnach ein beliebiges Noniusfeld in unseren Präparaten, so

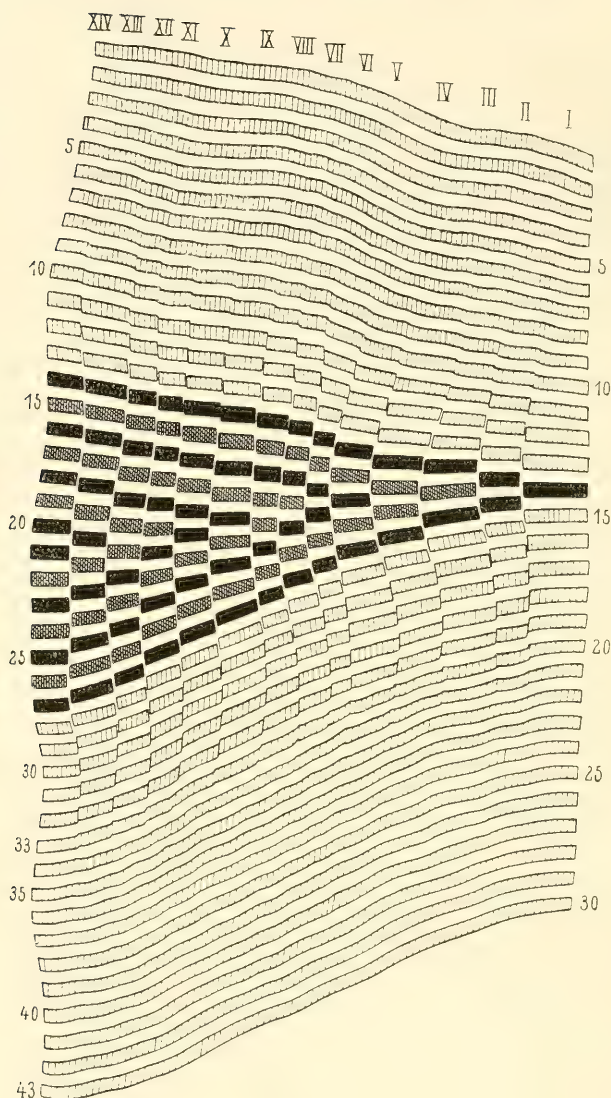


Fig. 6.

Pause von Fig. 3. Konstruktion der keilförmigen Figur oder Sphenode mit der Schneide nach rechts und der Basis von 13 Gliedern nach links. Durch die besondere Form der Ausfärbung der Kommata haben wir die blätterige Struktur der Sphenode anzudeuten versucht.

brauchen wir uns nicht der langwierigen Arbeit des Abzählens hinzugeben, um zu wissen, wieviel Kommata im Überschusse gebildet wurden. Vielmehr übersehen wir fast augenblicklich, wieviel Pfeiler die Periode enthält, und die Zahl derselben um eins vermindert, ergibt die Summe der überzähligen Kommata.

Diese Verhältnisse lassen sich konstruktiv in ansprechender Weise zum Ausdruck bringen. Da von einem Pfeiler zum anderen die Zahl der Kommata sich um eins erhöht, so lassen wir — zunächst als Fiktion — die Annahme zu, dass ein bestimmtes Komma des einen Pfeilers in dem nächstfolgenden durch Spaltung verdoppelt ist. Es wird auf diese Weise möglich sein, im Pfeiler 1 mit annähernder Genauigkeit ein Komma zu bestimmen, an Stelle dessen in dem folgenden Pfeiler 2, in dem dritten 3, in dem vierten 4 Kommata stehen usf. Wird diese wachsende Folge der Kommata in einer Konturzeichnung (Fig. 6) durch besondere Ausfärbung, Schraffierung oder dgl. kenntlich gemacht, so erhält man die Figur eines Keils oder Fächers mit vielgliedriger Basis und einfacher Spitze, wie unsere Abbildungen dies zeigen (vgl. auch die folgenden Figuren). Das keilförmige Feld enthält die überzähligen Kommata vermehrt um ein Glied in jedem Pfeiler, und die Zahl der Kommata an seiner Basis ist identisch mit der Pfeilerzahl.

Diese Konstruktion ist insoferne etwas willkürlich, als die Höhenlage des Keils meist nicht genau feststeht; er lässt sich beim Versuch der Konstruktion oft um ein oder sogar um einige Glieder nach auf- oder abwärts rücken. In unserem vorliegenden Beispiel sind indessen die gegebenen Möglichkeiten der Variation sehr geringe.

Bei der Konstruktion des keilförmigen Feldes oder der **Sphenode** ging ich immer von dem ersten Pfeiler aus und bestimmte denjenigen Querstreifen, welcher möglichst genau auf den Zwischenraum der beiden in Pfeiler II nächstbenachbarten Streifen eingestellt war. Das wäre mithin in unserer

Figur das 14. Komma, eventuell das 15. Weiterhin habe ich wegen der besonderen Symmetrie der Figur die definitive Lage des Keils so festzulegen versucht, dass das Komma an der Spitze möglichst dem mittleren Komma in der Dreiergruppe des Pfeilers III gegenüber zu liegen kam. Die weiteren Querschnitte des Keils in den folgenden Pfeilern pflegen sich dann

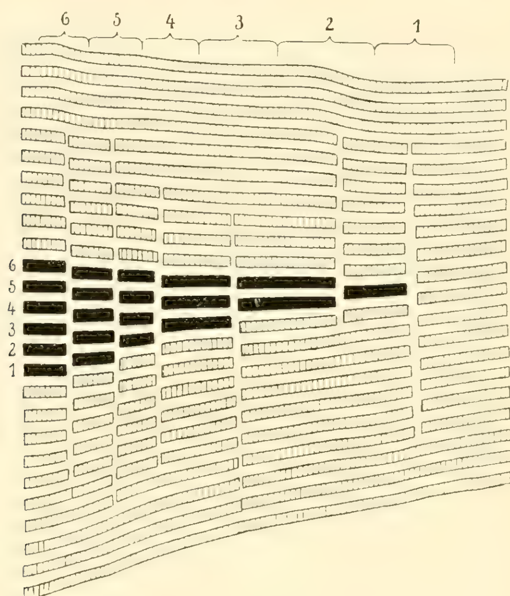


Fig. 7.

M. sternothyreoideus, Hund. Vergr. 1200. Noniusfeld mit 7 Pfeilern, 6 Noniusperioden und 6 Kommata im Überschusse. Darstellung der „reduzierten" Sphenode, welche lediglich die zugewachsenen Kommata enthält. Am oberen Rande der Figur wurden die Noniusperioden mit Ziffern bezeichnet.

ohne Zwang anzuschliessen. Auf diese Weise kommt die Sphenode meist in die Mitte des Noniusfeldes zu liegen. Dies ist aber keineswegs immer der Fall, denn es hat sich ergeben, dass man in anderen Fällen die Konstruktion an den Rand des Feldes rücken muss, um eine gute Begrenzung und gleichförmige Entwickelung der Sphenode zu erhalten.

Die keilförmige Figur enthält nach dem Gesagten mehr als den blossen Zuwachs an Querstreifen, denn der Zuwachs beginnt erst in Pfeiler II mit einem Komma, beträgt in Pfeiler III 2 Kommata, in Pfeiler IV 3 Kommata usf. Streichen wir demgemäss von der keilförmigen Figur einen durchlaufenden Querstreifen weg, und zwar wahlweise entweder den Streifen in der oberen oder den in der unteren Begrenzung des Feldes, so erhalten wir die „reduzierte Sphenode", welche lediglich die überzähligen Kommata einschliesst. Eine solche Konstruktion zeigen wir in unserer Fig. 7 von einem ungemein regelmässig ausgebildeten Noniusfelde, und es entspricht nun die Zahl der Noniusperioden genau der Zahl der Kommata in der Basis des Keils. Es kann die Frage sein, ob nicht überhaupt diese Art der Konstruktion wissenschaftlich besser zu rechtfertigen ist. Da wir aber in praxi doch immer von dem ersten Pfeiler ausgehen müssen, so bin ich in allen anderen Fällen, zugleich aus Gründen der Übersichtlichkeit, bei der ersten Art der Konstruktion geblieben.

Bei Betrachtung der Einzelheiten der Streifenverschiebung wollen wir von der ersten Noniusperiode ausgehen (am besten in Fig. 5). Vergleicht man die Stellung der Querstreifen in Pfeiler I und II, so bemerkt man, dass durch den Hinzutritt eines neuen Kommas die nach oben und unten hin folgenden Querstreifungsperioden um etwas in der Richtung auf die Grenzen des Noniusfeldes hin verschoben werden. Dabei nehmen die unmittelbar benachbarten Kommata scheinbar an der Verschiebung den stärksten Anteil, während die entfernteren sich immer mehr und mehr den entsprechenden Querstreifungsfolgen des vorangehenden Pfeilers (I) in der Lage anzugleichen pflegen, bis sie mit diesen wiederum auf einem identischen Strukturniveau liegen. Jedenfalls ergibt sich, dass das Noniusphänomen durch das Hinzutreten des überzähligen Kommas bedingt ist. Gehen wir von Pfeiler II zu Pfeiler III

über, so wiederholt sich mit der Einschiebung eines neuen Kommas die Erscheinung der Streifenverschiebung in der gleichen Weise. Wiederum werden die nach auf- und abwärts folgenden Streifen gegen die Enden der Faser hin verschoben und wiederum anscheinend die näher gelegenen mehr als die entfernteren. Und so wiederholt sich der Aufbau des Noniusfeldes beim Übergang von einem Pfeiler zum anderen jedesmal in gleicher Weise. Ein allgemeiner Ausdruck dieser Anordnung ist der exquisit treppenförmige Aufbau der Kommata in dem zentralen Teile der Sphenode, während nach ihren Rändern hin die Höhe der Stufen sukzessive abnimmt und eine allmähliche Einstellung der benachbarten Kommata auf das nämliche Strukturniveau statthat.

Nunmehr lenke ich das Augenmerk auf den Umstand, dass oberhalb und unterhalb der Sphenode (s. zunächst wiederum Fig. 6) die „Querstreifen" nicht senkrecht, sondern schräg zur Richtung der Faserachse verlaufen. Durch die Einschiebung der keilförmigen Figur werden also die benachbarten Querstreifungsfolgen auseinandergedrängt und schief gestellt. Das beiderseitige Verschwinden der Treppenstufen beruht also keineswegs darauf, dass der Zuwachs, welcher von einem Pfeiler zum anderen durch das sukzessive Eintreten neuer Kommata statthat, durch entsprechende Höhenabnahme der angrenzenden Querstreifungsfolgen gleichsam wieder eingebracht und die Struktur dadurch ins Gleiche gerückt wird. Vielmehr zeigt sich, dass die absolute Höhe der Kommata keiner Variation fähig ist und dass die Querstreifung daher durch Einschiebung des Keils eine dauernde, weithin bemerkbare Stellungsänderung erleidet.

Sehen wir für einen Augenblick von unserem Paradigma der Fig. 6 ab und vergleichen die anderen Abbildungen oder noch besser: durchmustern wir die Präparate, so bemerken wir, dass die Grösse der Winkelabweichung der Kommata von

der Normallage in der Umgebung des Keils in ungemeinem Grade wechselt. Mitunter findet sich die Schräglage nur einerseits (Fig. 4) und ist dann entsprechend stärker ausgebildet; meist ist sie wohl beiderseits vorhanden, aber sehr häufig auf beiden Seiten von verschiedener Grösse. Kurz die durch die Einschiebung des Keils bedingte Ausweichung der benachbarten Kommata wechselt in ihrer Form und ist im einzelnen von zufälligen Bedingungen abhängig.

Diese Störungen würden nun bis an die Faserenden in gleicher Form erhalten bleiben, wenn nicht, wie ich vorgreifend erwähne, in der Länge der Faser jedesmal mehrere bis viele Noniusfelder enthalten wären, welche der Lage nach alternieren, so dass die den Zuwachs enthaltenden Sphenoden wechselweise um 180° gegeneinander gedreht erscheinen und in der Wirkung auf die Lage der Querstreifung einander kompensieren (vergl. die weiter unten mitgeteilten Figuren).

Gehen wir nunmehr auf die Frage zurück, wie die an den Rändern des Noniusfeldes nach beiden Richtungen hin bemerkbare Angleichung der Kommata zustande kommt, so ergibt die genauere Betrachtung, dass das Verschwinden der Stufenbildung auf einer entsprechenden schiefen Verziehung der Kommata beruht. Ich bitte hierfür das beistehende Schema zu Rate zu ziehen (Fig. 8), welches bei A die Stufenbildung zeigt, während bei B die einzelnen Stufen rhombisch verzogen und aneinander angepasst sind, wobei jedoch die allgemeine Schräglage der Streifung in gleicher Form erhalten geblieben ist.

Bisher hatten wir nur den mittleren Längsschnitt einer Faser der Betrachtung unterzogen (Fig. 3). Es ist daher die Frage, wie das Gebiet der zusammengesetzten Noniusperioden sich räumlich gestaltet. Hierüber gibt das Objekt selbst leicht Auskunft. Die Fasern sind im Querschnitt rundlich und sie nehmen daher in einer Längsschnittserie betrachtet von ihrer

Mittelebene aus nach beiden Seiten hin an Querdurchmesser ab, bis sie schliesslich aus dem Gesichtsfeld verschwinden. Die seitlichen Schnitte der Noniusfelder zeigen nun im Prinzip genau das nämliche Bild wie vorher, nur die Zahl der Pfeiler verringert sich entsprechend. Ein beliebiges Feld mit nur wenigen Gliedern, welches in einem beliebigen einzelnen Schnitte beobachtet wird, kann daher ebensogut der Mittelschnitt einer kleinen wie der seitliche Schnitt einer grossen Periode sein. Vor allen Dingen erhält man beim Versuch einer konstruktiven Betrachtung auch bei allen seitlichen Schnitten ohne Ausnahme das keilförmige Feld.

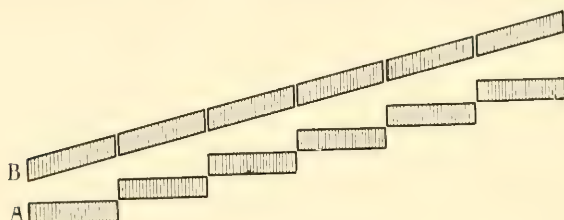


Fig. 8.
Das Schema zeigt in A die Stufenfolge der zusammengehörigen Kommata und in B ihre Angleichung durch „Verziehung" der Struktur.

Es geht daraus hervor, dass die zusammengesetzte Noniusperiode eine Aufblätterung der Querstruktur des Muskels enthält, gleich als ob man die Muskelfaser von der einen Seite her viele Male verschieden tief eingespalten hätte. Jede Spaltung entspricht einem neu hinzutretenden Komma. Diese in Rede stehende Aufblätterung glaube ich vielfach in der Sphenode direkt wahrgenommen zu haben und in Fig. 6 habe ich diese eigenartige Strukturform durch entsprechende Schraffierung zum Ausdruck zu bringen versucht. Zweifellos weist eine solche Anordnung mit grosser Bestimmtheit auf den entwickelungsphysiologischen Vorgang hin, durch den die Sphenoden entstehen, nämlich auf die Selbstteilung der Kommata durch

Spaltung. Hier mag daran erinnert werden, dass jedes Komma durch die Mittelmembran (M. Heidenhain) in zwei spiegelbildliche Hälften zerfällt. Nimmt man an, dass das embryonale Komma sich entlang einer derartigen vorgebildeten Mittelebene in zwei Hälften zu spalten vermag und dass die Spalthälften die Fähigkeit besitzen, sich zu einem vollständigen Komma zu ergänzen, so haben wir den wesentlichen Erklärungsgrund für das Vorkommen der Noniusfelder gewonnen.

Diese unsere Auffassung werden wir im nächstfolgenden Abschnitte ausführlich zu begründen versuchen.

b) Die Myokommata als Teilkörper oder Histosysteme.

Was das Längenwachstum der Muskelfaser anlangt, so ist es im einzelnen betrachtet verknüpft mit der fortgesetzten Vermehrung der Querstreifungsfolgen und damit kommen wir auf den zentralen Punkt unserer Arbeit. Ich hoffe zu zeigen, dass die Kommata bzw. ihre Anlagen durch Selbstteilung vermehrbar sind und dass durch eine Variation der Teilungsvorgänge die Noniusfelder entstehen. Über die Art der Vermehrung der Kommata habe ich bereits vor Jahren an anderer Stelle gehandelt („Plasma und Zelle“, Bd. II, S. 664 ff.), war aber damals noch nicht in der Lage, das aus der Untersuchung der Noniusperioden sich ergebende Material ausnutzen zu können.

Betrachtet man eine Muskelfaser, indem man ihrer Längenrichtung folgt, so ist das Auffallendste die ungemeine Regelmässigkeit der Aufeinanderfolge der Myokommata. Oft hat man den Eindruck einer mathematischen Präzisionsarbeit der Natur, und ich entsinne mich deutlich, dass in jungen Jahren, bei der ersten Bekanntschaft mit den mikroskopischen Objekten, die Querstreifung des Muskels aus dem erwähnten Grunde auf mich den allergrössten Eindruck gemacht hat. Ich pflege vor meinen Schülern dieser Angelegenheit den folgenden Ausdruck zu geben. Eine Muskelfaser vom Menschen wird (nach

Froriep) 12 cm lang, und wir wollen annehmen, dass wir sie in ganzer Ausdehnung bei einer 1000 fachen Vergrösserung untersuchen; die Muskelfaser hätte dann (vor unserem geistigen Auge) eine Länge von 120 m. Weiterhin wollen wir uns vorstellen, dass sie auf dem zementierten Bürgersteige unserer Wilhelmstrasse, der Hauptstrasse des Universitätsviertels, aufgetragen und abgebildet wäre; dann würden sich die Myosepten (Telophragmen, Z-Streifen) immerhin noch in einer Entfernung von 2 mm in regelmässigster Weise wiederholen und wir würden auf der ganzen Strecke beiläufig 60 000 fast vollkommen gleichartige Querstreifungsfolgen beobachten. Jede der letzteren wird aber tatsächlich noch durch die schwer darstellbare Mittelmembran (Streifen M) in zwei absolut gleiche Halbteile geschieden, so dass wir von mm zu mm eine regelmässige Kalibrierung der ganzen Wegstrecke haben würden.

Ich bezeichne derartig regelmässige Strukturen als „geometrische“. Sie treten unter anderer Form vielfach auf, z. B. als geometrisch regelmässige Stellungen der Federn, Schuppen, Zotten, Zungenpapillen usf. Den Bildungen dieser Art muss naturgemäss ein mit ausserordentlicher Präzision wirkender Akt der Entwickelung zugrunde liegen und für einige dieser Fälle ist vollkommen klar, dass sie zustande kommen, indem gleichartige Muttergebilde unter Aufrechterhaltung einer ursprünglich angenommenen Teilungsrichtung sich fortdauernd in gleichartige Tochtergebilde zerlegen, wobei dann die Nachkommenschaft entlang einer bestimmten Strukturachse aufgereiht wird. Ein solches Verhalten haben wir z. B. beim wachsenden Algenfaden, dessen Zellen sich unter Beibehaltung der ursprünglichen Teilungsrichtung fortdauernd vermehren; der Effekt ist ein Gebilde, welches in geometrisch regelmässiger Weise durch Querscheidewände eingeteilt oder kalibriert ist. Eine derartige lineare Strukturfolge fällt nach unserer Deduktion immer unter den Begriff der Metamerie, denn die

Metamerie, ursprünglich ein Begriff der vergleichenden Anatomie, beruht dem entwickelungsphysiologischen, eventuell dem phyletischen Ursprunge nach immer auf der Teilbarkeit lebendiger Individuen, und es ist für die Fassung des Begriffes gleichgültig, ob das der Teilung unterliegende System eine Person, ein Organ, eine Zelle oder gar nur Teil einer Zelle ist. Ich bezeichnete daher schon vor langen Jahren die geometrisch regelmässige Folge der Kommata als eine protoplasmatische Metamerie und setzte voraus, dass diese in irgend einer Weise auf eine ebenso regelmässige Folge von Teilungen lebendiger Muttergebilde zurückgeführt werden müsse. Demnach halte ich also die Kommata bzw. deren Anlagen für teilungsfähige Histomeren und behaupte, dass in dem gesamten Entwickelungsgeschehen der lebendigen Natur es eben nur die Vorgänge der Teilung und die verwandten Vorgänge der Knospung sind, welche die in Rede stehenden geometrischen Strukturformen zu liefern imstande sind.

Man hat demgemäss schon an der regelmässigen Folge der Kommata einen Anhalt dafür, dass im Längenwachstum der Muskelfasern eine bestimmte Teilungsfolge die ausschlaggebende Rolle spielen muss. Aber auch die Struktur des einzelnen Kommas deutet, wie bereits an einer früheren Stelle angemerkt wurde, darauf hin; denn jedes Komma ist ein Doppelgebilde, bestehend aus zwei Halbteilen, welche durch die Mittelmembran voneinander geschieden werden und sich vollkommen spiegelbildlich verhalten. Diese geometrische Halbierung des Kommas lässt vermuten, dass Teilungsakte der Querstreifungsfolgen in der Entwickelung der Muskelfaser eine besondere Rolle spielen; die Lage der Dinge wäre dann so zu beurteilen, dass die letztmalige Teilung der besonderen Anlage des Kommas nicht vollständig wird, vielmehr die beiden Nachkommen in einem gemeinschaftlichen System oberer Ordnung vereinigt bleiben.

Ich habe nun die Entstehung der Kommata auch am Ob-

jekte selbst zu verfolgen gesucht, worüber ich schon an anderer Stelle berichtet habe („Plasma und Zelle", S. 665 f.). Die Ergebnisse waren jedoch nicht sehr reichhaltig, immerhin aber auch in ihrem negativen Teile belehrend. Untersucht man nämlich die rasch wachsenden Larven niederer Wirbeltiere



Fig. 9.

Faserende aus der Stammuskulatur der Tritonlarve. Sublimat, Eisenhämatoxylin. Vergr. 2300. Das Faserende ist schräg abgestutzt; man gewahrt die ungestreiften Enden der wachsenden Säulchen. (Aus Plasma und Zelle, Bd. 11., S. 666, Fig. 393.)

(Molche, Forelle), so findet man niemals, dass die schon funktionierenden Kommata sich noch hinterdrein irgendwie verändern; Teilungsfolgen innerhalb der schon ausgebildeten Querstreifung sind demnach ausgeschlossen. Aber die beiderseitigen Enden der Muskelfaser zeigen in einer schmalen Zone eine noch unfertige Querstreifung (Fig. 9, Triton), einen Mangel der Färbbarkeit, ein allmähliches Emportauchen und Sichtbarwerden der Kommata, wobei die Fasern schliesslich in einen ungestreiften,

über das letzte schwach sichtbare Komma hinausstehenden Saum auslaufen. Es ist somit sicher festgestellt, dass die Querstreifungsfolgen sich an den Faserenden hervorbilden; da sie aber sofort in der vollen Höhe zum Vorschein kommen, liess sich damals über die in Frage stehenden Teilungsakte nichts ermitteln. Aber ich habe doch den Eindruck davongetragen, dass es eben nicht die histologisch bereits ausdifferenzierten Querstreifen sind, welche der Teilung unterliegen, sondern dass gewisse gegenwärtig nicht sichtbar zu machende teilungsfähige Anlagen oder Vorstufen der Kommata am Faserende vorhanden sein müssen. Es lässt sich auch verstehen, dass beständige Funktion und Entwickelung an dieser Stelle sich ausschliessen und dass demzufolge die völlig ausgebildeten Kommata der weiteren Teilungsfähigkeit entbehren.

Es ist nun eine allgemeine Erfahrung, auf welche ich die Aufmerksamkeit der Forscher in besonderem Grade hinlenken möchte, *dass mit dem Aufhören des individuellen Wachstums Entwickelungszustände jeder Art in den dauernden Beharrungszustand übergehen können.* Beispielsweise werden die Knospungsformen der Drüsen (Speicheldrüsen, Schilddrüse!) in den Dauerzustand übernommen, ebenso die Spaltungsformen der Geschmacksknospen, der Darmzotten usf. Und aus diesem Grunde habe ich Umschau gehalten, ob nicht Spaltbildungen der Kommata hier und dort zum Vorschein kommen würden, also Kommata, die einerseits einheitlich erscheinen, andererseits in zwei Gabeläste auslaufen. Gegenwärtig habe ich an meinem Objekte dergleichen nicht auffinden können, halte aber für möglich, dass bei weiterem Nachforschen noch späterhin solche Bildungen zum Vorschein kommen werden.

Allein trotz des Mangels besonderer Anzeichen ist es nun dennoch möglich, *die Noniusfelder als einen direkten Ausdruck der besonderen Form der*

Entwickelung durch fortgesetzte Spaltung aufzufassen. Um dies nachzuweisen, gehen wir von der einfachen Noniusperiode aus. In Fig. 10 haben wir links 14, rechts 15 Kommata, also auf der einen Seite eines zuviel. Wie immer bedingt die Einschiebung des überzähligen Kommas eine auffällige Streifenverschiebung, wodurch der Eindruck einer „Noniusperiode" erzielt wird. Konstruiert man daraufhin die Sphenode, so bemerkt man, dass durch die anscheinende Verdoppelung eines Kommas auf der rechten Seite innerhalb

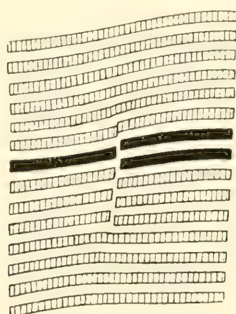


Fig. 10.

M. sternothyreoideus, Hund. Vergr. 1200. Einfache Noniusperiode. Die keilförmige Figur wäre wegen der Symmetrieverhältnisse besser um 1—2 Kommata weiter nach abwärts gesetzt worden.

des entsprechenden Pfeilers die benachbarten Streifen nach auf- und abwärts auseinandergedrückt werden, wodurch dann, wie schon hervorgehoben, die entfernteren Streifen etwas schief eingestellt werden. Die Abwanderung der benachbarten Kommata in der Richtung nach auf- und abwärts hat dann zur weiteren Folge, dass zwischen dem Satz der Kommata in Pfeiler I und in Pfeiler II eine Art Auflockerung statthat, welche in meinen Präparaten meist in Form einer interpilaren Längsspalte sichtbar zu werden pflegt (vgl. die verschiedenen Abbildungen).

Was diese Spalten zwischen je zwei zu einer Noniusperiode gehörigen Pfeilern anlangt (Fig. 4, 7 usw.), so habe ich früher bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über das Myokardium die Beobachtung gemacht (s. hier Fig. 1), dass entweder an dieser Stelle eine völlige Diskontinuität der Myosepten (Z-Streifen) vorhanden ist (s. bei A, B, D in Fig. 1), so dass die Septen an dem Spalt angelangt gleichsam in der Luft hängen, oder die Septen setzen von beiden Seiten her an einer in dem Spaltraum entlang ziehenden differenzierten Plasmalamelle an, welche infolge der von den Septen ausgehenden Zugwirkungen wechselweise hin- und hergefältelt ist (Fig. 1 bei C).

In beiden Fällen erscheint die histologisch so deutlich hervortretende Sonderung der benachbarten Pfeiler als eine Folgewirkung der Einschiebung eines neuen Kommas auf der einen Seite; denn ohne die letztere würde es keine Auseinanderdrängung der benachbarten Kommata und somit auch keine Abscherung der Glieder des einen gegen die Glieder des andern Pfeilers, keine teilweise oder vollständige Durchbrechung der in der Querrichtung liegenden Myosepten geben. Die Einschiebung überzähliger Kommata ruft also die Pfeilerbildung sekundär hervor, und es ist selbstverständlich, dass einer einfachen Noniusperiode 2 Pfeiler, der doppelten Periode 3 Pfeiler, der dreifachen 4 Pfeiler entsprechen usf. Somit haben wir bei n Pfeilern n—1 Noniusperioden und n—1 Kommata im Überschusse.

Da die Sachen so liegen, ist der Schluss unausweichlich, dass die Einschiebung eines überzähligen Kommas auf Spaltung einer vorhandenen Anlage, bzw. eines noch teilungsfähigen unfertigen Kommas beruht; alles andere, was die Noniusperiode charakterisiert, ist Folgeerscheinung.

Diese Herleitungen werden weiterhin durch die folgenden Betrachtungen unterstützt. Gehen wir von der einfachen Nonius-

periode mit zwei Pfeilern zu den zusammengesetzten Noniusfeldern mit 3, 4, 5 Pfeilern usf. über, so zeigt sich, dass die entwickelungsphysiologische Ursache, welche die Entstehung eines ersten überzähligen Kommas hervorrief, an dem Lokal haftet und die Entstehung eines zweiten, dritten, vierten überzähligen Kommas usf. zur weiteren Folge hat (Fig. 11, 12, 13). Der Vorgang verläuft offenbar so, dass von den beiden Querstreifungsfolgen, welche durch die erste überzählige Spaltung hervorgerufen wurden, die eine abermals gespalten wird, jedoch nicht vollständig, nicht in ganzer Breite, sondern nur teilweise, so dass durch das Auftreten eines zweiten überzähligen Kommas eine neue Pfeilerbildung (ein dritter Pfeiler) hervorgerufen wird (Fig. 11 im Verhältnis zu Fig. 10). Würde der aus der ersten Spaltung herrührende Nachkomme (Fig. 10), welchem eine abermalige Teilung bevorsteht, nicht bloss teilweise, sondern vollständig durchgespalten werden, so hätten wir beim Übergang von dem Pfeiler I zu dem Pfeiler II einen Zuwachs von zwei Kommata; hierdurch aber müsste eine bei weitem schwerere Störung der Muskelstruktur, eine bei weitem stärkere relative Streifenverschiebung hervorgerufen werden, welche, wie es scheint, wegen des energischen Zusammenhanges der Faserstruktur in seitlicher Richtung unmöglich ist. Man versteht auf diese Weise sehr wohl das Zustandekommen des keilförmigen Feldes, welches beiderseits lediglich von schwach gebrochenen, treppenartig gestuften Linien begrenzt ist. Die benachbarten Kommata werden auf diese Weise in mässiger Weise auseinandergedrängt und allmählich schief aufgerichtet.

Nach meiner Auffassung gehen somit die vielgliederigen Noniusperioden aus einer Aufeinanderfolge mehrfacher Spaltungen der Kommata hervor, welche am Lokal haften und von einem bestimmten Komma bzw. dessen unfertiger Anlage ausgehend weiterhin die Nachkommen desselben betreffen, wobei jede folgende Spaltung einen immer geringeren Teil des Quer-

schnittes der Muskelfaser erfasst. Wir beobachten daher innerhalb der Sphenode jedesmal eine Art Aufblätterung der Querstreifung, welche konstruktiv erkennbar ist (Fig. 6) und annähernd dem beistehenden Schema entspricht (Fig. 14). Diese

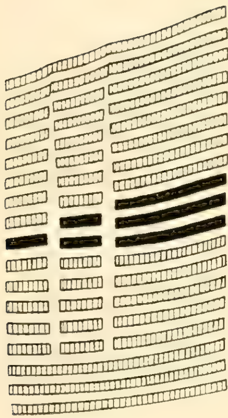


Fig. 11.
Objekt etc. wie vorher. Noniusfeld mit 3 Pfeilern.

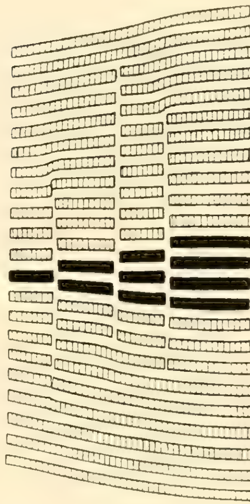


Fig. 12.
Objekt etc. wie vorher. Noniusfeld mit 4 Pfeilern.

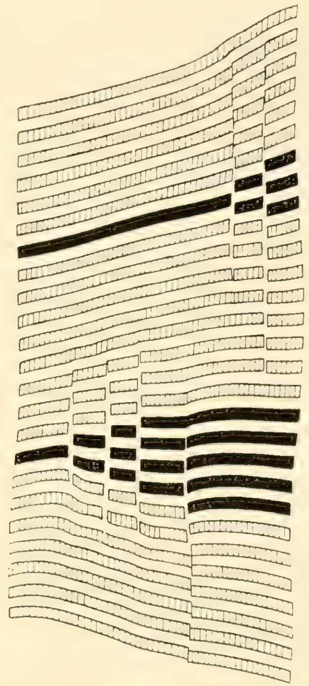


Fig. 13.
Objekt wie vorher. Noniusfeld mit 5 Pfeilern; weiter aufwärts eine Parasphenode mit 3 Pfeilern.

Aufblätterung kann als eine Art Stockbildung bezeichnet werden, wobei diese Benennung in einem allgemeinen Sinne gebraucht wird. Stockbildungen entstehen im Bereiche der Wirbellosen durch Akte ungeschlechtlicher Fortpflanzung, sei es durch Teilung, sei es durch Knospung und Sprossung, wenn

die auf diesem Wege erzeugten Individuen in organischer Kontinuität unter sich verbunden bleiben. Die Teilungsakte der geweblichen Systeme, welche ich als Histosysteme (Histomeren) oder genetische Systeme bezeichnet habe, stehen aber in einer entwickelungsphysiologischen Analogie zu den Vorgängen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, und so können auch bei diesen Stockbildungen eintreten. Solche habe ich bereits bei den Geschmacksknospen, Darmzotten, Muskelsäul-

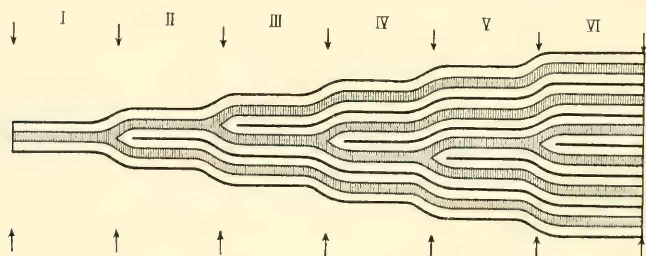


Fig. 14.

Schema zur Erläuterung der Form der Spaltung innerhalb der keilförmigen Figur. Angenommen sind 6 Pfeiler, 5 Spaltungen und demzufolge 5 Kommata im Überschusse.

chen, kurz in einem weiteren Kreise der geweblichen Systeme beschrieben.

Zusammenfassung. Die Untersuchung der Noniusfelder ergibt mit voller Gewissheit, dass die Bildung der Pfeiler lediglich sekundärer Natur ist und auf der Einschiebung neuer Kommata beruht, welche nicht quer durch die ganze Muskelfaser hindurchgehen. Wird in einem mehr oder weniger starken Fibrillenbündel die Zahl der Kommata um eins vermehrt, so kommt es zu einer Streifenverschiebung und Abscherung zwischen diesem und dem Nachbarbündel, welches an der Streifenvermehrung nicht teilgenommen hatte. Die Einschiebung neuer Kommata ist somit die Ursache aller weiteren Abänderungen der Struktur innerhalb des Noniusfeldes, und die Entstehung

desselben geht offenbar auf eine einfachste Variation der normalen Entwickelungsvorgänge zurück. Da nun innerhalb der Noniusfelder die Kommata von Pfeiler zu Pfeiler um ein Glied zunehmen, so ergibt sich als nächste Folgerung die Annahme, dass ihre Vermehrung durch Spaltung ihrer selbst oder ihrer unfertigen Anlagen herbeigeführt wird. Mit dieser Annahme steht weiterhin der blätterige Aufbau der Sphenoden in Einklang.

c) Über die Anordnung der keilförmigen Figuren oder Sphenoden in der Längenrichtung der Muskelfasern.

Wie schon erwähnt, sind die Noniusfelder bei unserem Objekte ganz ungemein zahlreich und bei vielen Muskelfasern wiederholen sie sich mit geringen Intervallen in deren ganzer Ausdehnung, soweit letztere eben in unseren Schnitten verfolgt werden kann. Dabei haben sich eigenartige Beobachtungen über die gegenseitige Stellung der keilförmigen Figuren ergeben, über welche nunmehr zu berichten ist.

Es ist klar, dass die Einschiebung der Sphenoden eine gewisse seitliche Symmetrie der Faser bedingt. Die Symmetrieebene geht hierbei einerseits durch die Längsachse der Faser, andererseits in der Richtung senkrecht auf die Schneide des Keils, und man darf annehmen, dass die meisten meiner Abbildungen, welche gut ausgewählt sind, ein annähernd exaktes Bild der Symmetrieebene ergeben.

Diese Symmetrie erhält sich in der ganzen Länge der Faser, aber die benachbarten Sphenoden sind in sehr regelmässiger Weise um 180° gegeneinander gedreht, so dass, wenn bei einem ersten Keil die Basis links und die Schneide rechts liegt, beim zweiten Keil die Stellung genau die umgekehrte ist. Diese Sachlage kann man häufig schon bei Anwendung einer schwächeren Ver-

grösserung übersehen, da man auf diese Weise an guten Präparaten einen übersichtlichen Totaleindruck über die fächerförmige Aufblätterung innerhalb der Noniusfelder gewinnen kann. Oder noch besser, man lässt bei starker Vergrösserung auf dem Kreuztisch eine günstig orientierte Faser in gleichmässigem Zuge durch das Gesichtsfeld passieren; dann erhält man einen besonders wirksamen Eindruck von der unablässigen Folge alternierend gestellter Noniusfelder. Dabei lässt die Regel des Stellungswechsels keinerlei Ausnahme zu; man kann die Umkehrung des Strukturbildes ohne weiteres 20—30 mal hintereinander beobachten, so lange eben die Faser noch günstig im Schnitte liegt. Offenbar ist diese Erscheinung von Wichtigkeit — in irgend einer Weise —, morphologisch oder physiologisch, und so wollen wir sie im folgenden noch genauer an der Hand von Beispielen betrachten.

Ich bilde zunächst in Fig. 15 zwei benachbarte Sphenoden ab. Am unteren Ende der Figur liegen die Kommata quer zur Faserrichtung, eine grössere Abweichung ist nicht bemerkbar. Darauf folgt bei A eine keilförmige Figur mit der Basis nach links und der Schneide nach rechts. Die Basis enthält 10 Glieder. Weiterhin schliesst sich in der Richtung nach aufwärts ein Satz von 22 Myokommata an, welche vergleichsweise steil aufgerichtet sind, und auf diesen folgt dann die zweite keilförmige Figur in umgekehrter Stellung mit der Schneide nach links und der Basis nach rechts. Letztere enthält diesmal 9 Glieder, also eins weniger als vorher; jedoch findet man weiter aufwärts am gleichen Rand der Faser nochmals die Verdoppelung eines Kommas, wodurch die Gesamtzahl des Zuwachses noch um eine Ziffer gehoben wird. Wir haben somit am rechten und am linken Rande unserer Figur die gleiche Zahl von Kommata, nämlich 62, und die Querstreifung hat am oberen Rande der Abbildung fast wieder die normale Stellung.

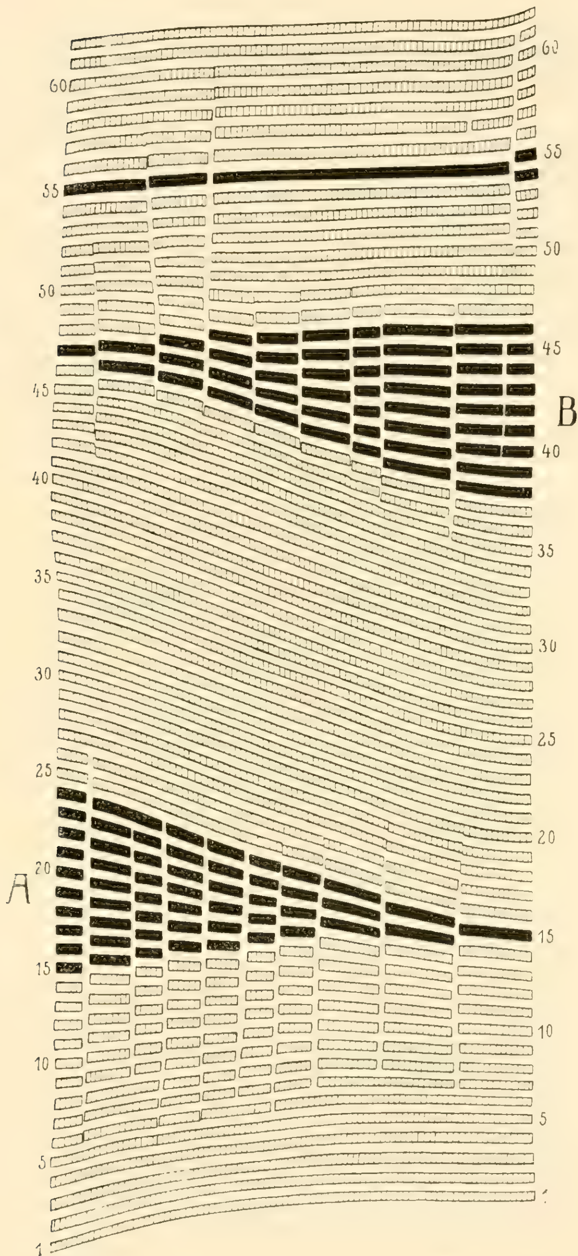


Fig. 15. M. sternothyreoideus vom Hunde. Vergr. 1200. Abbildung zur Darstellung der alternierenden Stellung der Sphenoden. Oben in der Figur ein Nebenkeil (Parasphenode).

Wir werfen nun sogleich die Frage auf, was an dieser Anordnung typisch und notwendig und was etwa der Variation fähig ist. Auffallend ist zunächst die Entsprechung der Zahl der Glieder in der Basis der beiden wechselseitig gestellten Sphenoden, auffallend ist ebenso der Wechsel von fast reiner Quer- und Schrägstreifung.

Was zunächst den letzteren Punkt anlangt, so ist klar, dass durch die Einschiebung einer keilförmigen Figur immer die Querstreifung in irgend einer Weise auf eine schiefe Richtung umgesetzt werden muss. Man würde nun beim Anblick unserer Fig. 15 unter der Annahme, dass die Sphenoden in erster Linie belanglose entwickelungsgeschichtliche Variationen der Querstreifung sind, versucht sein zu glauben, dass durch das mehr oder weniger zufällige Auftreten einer ersten Sphenode die Querstreifung in die Schräglage hineingezwungen wird, während die zweite Sphenode dann dem besonderen Zwecke dient, diese Schräglage gleichsam zu kompensieren und wiederum in die reine Querlage überzuführen. Es müsste sich dann nachweisen lassen, dass immer zwei der keilförmigen Figuren paarweise zueinander gehören. Dies ist aber durchaus nicht der Fall. Die in Rede stehenden Verhältnisse der Quer- und Schrägstreifung sind, wie schon erwähnt, einem ganz ungemeinen Wechsel unterworfen. Oft weichen die Kommata beiderseits der Sphenode aus und dabei kann die Winkelstellung der Kommata hier und dort gleich oder ungleich sein, während die Ausweichung in anderen Fällen nur einerseits statthat. Jedenfalls habe ich in keiner Weise finden können, dass die keilförmigen Figuren paarweise zueinander gehören. Es ist dies auch aus dem Grunde unwahrscheinlich, weil die Noniusfelder in annähernd gleichen Abständen in grosser Zahl hintereinander folgen, so dass die Annahme, es möchte das zufällige Auftreten eines ersten Feldes als Folgewirkung die kompensatorische Einschiebung eines

zweiten Feldes nach sich ziehen, doch recht unwahrscheinlich ist. Um rein zufällige Varianten der Entwickelung kann es sich kaum noch handeln, wenn man gelegentlich bis zu 50 Noniusfelder und mehr hintereinander sich folgen sieht, soweit eben die Faser noch den Bedingungen der Beobachtung genügt. Der gewisse hier und dort wahrnehmbare Wechsel von Quer- und Schrägstreifung hat also, wie ich wiederholt hervorhebe, nichts Typisches an sich; typisch ist nur, dass durch das Auftreten der Sphenoden die Querstreifung in irgend einer Weise schräg eingestellt wird, und dies könnte ja eventuell auch von physiologischer Bedeutung sein.

Dagegen gehört nun die alternierende Stellung der keilförmigen Figuren und die ungefähre Entsprechung der Zahl der Glieder in der Basis der benachbarten Sphenoden zu den notwendigen Erfordernissen dieser Art von Muskelstruktur. Wären z. B. in unserer Fig. 15 die beiden Keile nicht alternierend, sondern gleichsinnig gestellt, so wäre die Folge eine ungeheuerliche Verziehung der Querstreifung, welche als aphysiologisch gelten darf (s. auch weiter unten über die Rolle der Myosepten beim Kontraktionsakte). Da nun ferner die keilförmigen Figuren sich längs der Muskelfaser in kurzen Intervallen wiederholen, so ergibt sich, dass ihre wechselweise Stellung ein allerdringendstes Erfordernis ist, wenn die uns bekannte Form der Querstreifung auch nur in annähernder Weise aufrecht erhalten bleiben soll. Und ebenso notwendig ist, dass in den benachbarten Sphenoden die Zahl der zugewachsenen Kommata mit Annäherung übereinstimmt, weil auch dies zu den Bedingungen einer gesetzmässig geregelten Form der Querstreifung gehört.

Um die bis dahin gewonnenen Erfahrungen weiterhin zu prüfen, beschloss ich eine einigermassen längere Faserstrecke zeichnerisch und konstruktiv aufzunehmen. Es wäre nun vielleicht klüger gewesen, zu diesem Zwecke einen möglichst

regelmässig gestalteten Faserabschnitt als Objekt der Arbeit zu wählen; leider liess ich mich aber seinerzeit dazu verleiten, eine sehr unregelmässige Stelle zu verarbeiten, um gleichsam a fortiori darzutun, dass die beschriebene Form der Organisation eine zwangsläufige ist und auch dort sich nachweisen lässt, wo der besondere Typ der Struktur unseren Augen zunächst verhüllt ist. Das Resultat unserer Bemühungen sieht man in den drei zusammengehörigen Figuren 16—18, welche man sich entsprechend der Numerierung der Kommata aneinandergereiht denken muss. Diese ganze Faserstrecke enthält ca. 130 Querstreifungsfolgen, was einer Weglänge von ungefähr 0,3 mm gleichkommt; sie bot fast überall ein ungemein unruhiges Bild, teils wegen des Auftretens zahlreicher Pfeiler, teils wegen der weiten Ausdehnung der Noniusfelder und ihrer gegenseitigen Berührung. Die Auszählung der Kommata und die nachfolgende Konstruktion ergab dann das Vorhandensein von vier grossen alternierend gestellten Sphenoden und einigen kleinen Parasphenoden oder keilförmigen Nebenfiguren, welche auf Rechnung der besonders unruhigen Gestaltung des ganzen Abschnittes kommen. Im einzelnen ergeben sich die folgenden Anordnungen.

Wir sehen zunächst in Fig. 16 bei B eine grosse keilförmige Figur von 9 Gliedern an der Basis, welche beiderseits von je einer Parasphenode A und C begleitet wird. Die letzteren befinden sich in gleicher Stellung und besitzen drei bzw. zwei Glieder an der Basis, so dass der Gesamtzuwachs zur linken der Faser $9 + 3 + 2 - 3 = 11$ Kommata beträgt. Was die Schrägstellung der Querstreifung anlangt, so sieht man, dass sie beiderseits der grossen Sphenode in ähnlicher Art auftritt, aber in der Richtung nach abwärts von derselben stärker ausgesprochen ist. Die nächstfolgende Sphenode finden wir in Fig. 17 bei D in umgekehrter Stellung mit der Basis nach rechts; letztere enthält 9 Glieder und die reduzierte Ziffer, der Zu-

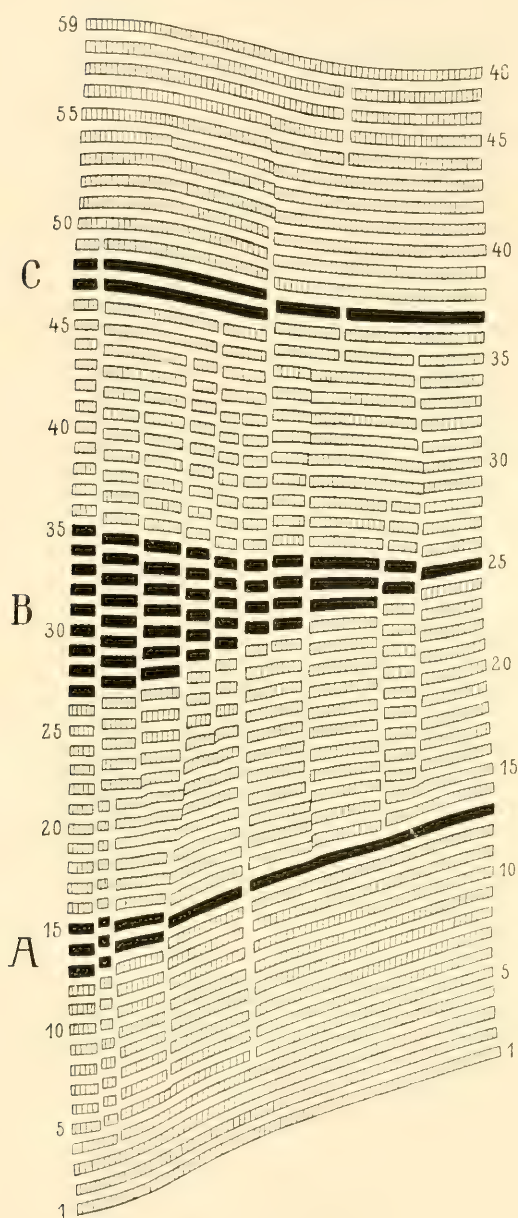


Fig. 16. (Text hierzu siehe Fig. 17.)

wachs, beträgt demgemäss 8 Kommata. Die Querstreifung oberhalb dieser zweiten Figur ist wiederum schräg eingestellt. Darauf folgt in Fig. 18 bei E eine dritte Sphenode mit 10 Gliedern und der Basis nach links. Der wirkliche Zuwachs be-

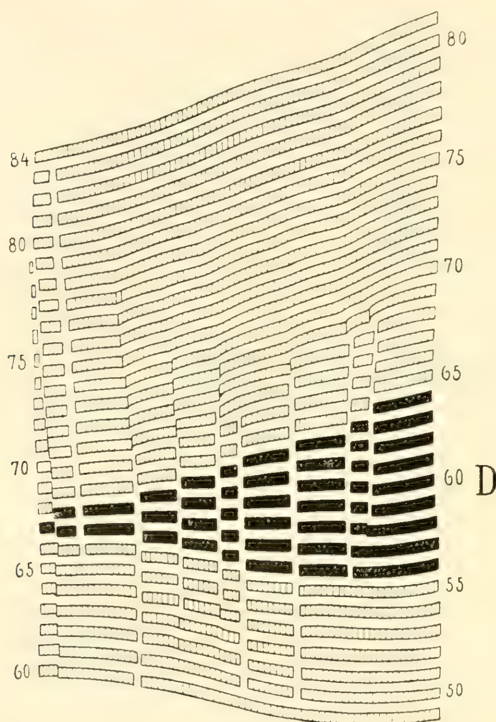


Fig. 17.

Objekt wie vorher. Vergr. 1200. Die drei Figuren 16, 17 u. 18 gehören zusammen und müssen in der Richtung nach aufwärts aneinander gesetzt werden. Sie zeigen an einem fortlaufenden Stück der Faser die alternierende Stellung der Sphenoden, wobei einige Parasphenoden in die Erscheinung treten. Vergleiche die nähere Beschreibung im Text.

trägt demgemäss 9, macht zusammen linker Hand 20 Kommata, welche durch Einschiebung neu hinzugekommen sind. Die Querstreifung bietet oberhalb von E ein sehr unruhiges Bild, ist aber nur wenig schräg gestellt. Es folgt die letzte grosse

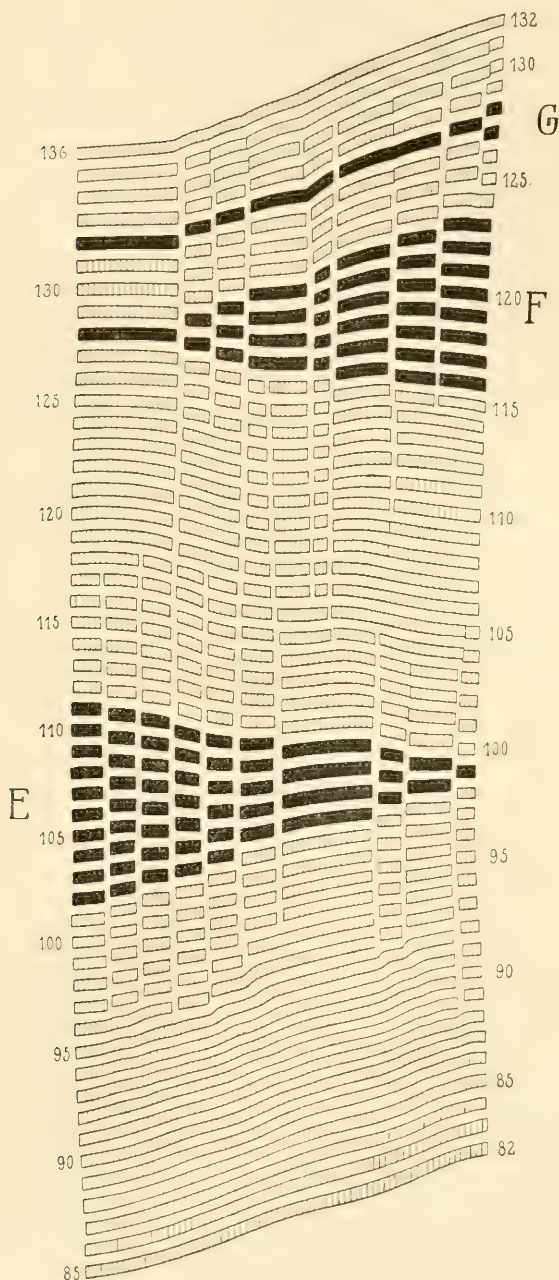


Fig. 18. (Text hierzu siehe Fig. 17.)

Sphenode bei F, abermals in umgekehrter Stellung mit der reduzierten Ziffer von 7, zu welcher noch der Zuwachs einer einfachen Noniusperiode bei G hinzukommt, macht zusammen rechterseits im ganzen 16 Kommata, welche neu aufgetreten sind.

Demgemäss haben wir auf dieser besonders unregelmässigen Faserstrecke von 0,3 mm Gesamtlänge am rechten und linken Rande der Faser im ganzen doch nur eine Differenz von 4 Kommata, was einem Fehler in der Längenentwickelung von 3 % entspricht.

Noch möchte ich auf folgende Nebenumstände aufmerksam machen. Nach dem von uns aufgestellten Gesetze soll die Zahl der Pfeiler und die Zahl der Glieder in der Basis der Sphenode identisch sein. Dies ist auch in den Noniusfeldern bei E und F genau so der Fall, jedoch haben wir auch Beispiele von anscheinend anderer Art, so bei B und D, wo wir je 10 Pfeiler und nur 9 Kommata an der Basis des Keils zählen. Woher dies rührt, ist leicht einzusehen. Wenn die Noniusfelder sehr nahe beieinander liegen oder die Pfeilerbildungen sich in der Länge der Faser weit hinziehen, so ereignet es sich hier und dort, dass die Pfeiler des einen Noniusfeldes in das benachbarte Feld einschneiden und dort eine scheinbare Vermehrung der genuinen Pfeilerzahl hervorbringen. Es ist möglich, dass dies Verhalten nicht überall im einzelnen genau nachzurechnen ist, aber das Prinzip erkennt man leicht, wenn man z. B. die Parasphenode bei A betrachtet. Auf diesem Niveau haben wir 5 Pfeiler und nur 3 Glieder an der Basis des Keils. Man sieht jedoch sehr deutlich, dass zwei der Längsklüfte, welche ihre Entstehung dem Noniusfelde bei B verdanken, bis in das Feld bei A hineinschneiden und die scheinbare Vermehrung der nativen Pfeilerzahl hervorbringen. Ebenso schneidet die grosse mittlere Kluft, welche die beiden nativen Pfeiler von C sondert, in der Richtung nach abwärts in die grosse Sphenode bei B ein und vermehrt deren Pfeilerzahl um

ein Glied. Selbstverständlich können vielleicht auch hier und dort Klüfte in der Muskelfaser vorhanden sein, welche überhaupt nicht die Bedeutung haben, dass sie zwei Pfeiler, Pilae musculares, voneinander trennen. Werden doch auch die Säulchen Koellikers durch feine Spalten voneinander getrennt. Trotz dessen wird man aber die von uns aufgestellte Regel an allen typisch gearteten Stellen der Faser in ausgezeichneter Weise bestätigt finden.

Hiermit haben wir die Schilderung des Tatbestandes betreffend die wechselweise Stellung der Sphenoden erschöpft. Wir kommen danach zu der Gesamtvorstellung, dass die Muskelfasern in unserem Falle in ganzer Länge eine gewisse seitliche Symmetrie besitzen, welche bedingt ist durch eine besondere Aufstellung der keilförmigen Figuren. Wie diese Symmetrie in die Faser hineingekommen ist, bleibt einstweilen ein Rätsel. Ich erinnere jedoch daran, dass auch manche Zellenformen sich der Struktur nach als symmetrische Gebilde erwiesen haben, z. B. die Darmepithelzelle (M. Heidenhain), die Flimmerepithelzelle, die glatte Muskelzelle (M. v. Lenhossek) und der Samenfaden (Meves). Es ist demnach der Gedanke nicht von der Hand zu weisen, dass die Zelle vielleicht überhaupt ein bilateral symmetrisches Wesen ist[1]).

Sehr schwierig ist die Frage, welche biologische Bedeutung die geschilderte Struktur der Muskelfaser eventuell haben könne. Ich selbst, der ich die Noniusperioden seit dem Anfange des Jahrhunderts kenne, getraue mich nicht in dieser

[1]) Ich möchte bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass auch die Amöben, wenn sie in gerader Linie sich fortbewegen, durchaus symmetrische Formen annehmen. Dies gilt sogar von der Amöba proteus, welche allerdings gewöhnlicherweise wegen ihrer unregelmässigen Art der Fortschreitung auch eine sehr unregelmässige Körpergestaltung aufweist. Bequemt sie sich aber einmal dazu, eine längere Strecke in gerader Richtung fortzulegen, so nimmt sie etwa die Form eines symmetrisch gebildeten stark gelappten Blattes an. Nach diesen Beobachtungen darf man annehmen, dass die Entwicklung zur Symmetrie tief im Wesen der Zelle begründet liegt.

Hinsicht eine bestimmte Meinung zu äussern. Da die einfachen Noniusperioden eine ganz allgemeine Verbreitung haben und aller Wahrscheinlichkeit nach in jeder einzigen Muskelfaser getroffen werden, so mögen sie dem Ursprunge nach zunächst lediglich die Bedeutung entwickelungsphysiologischer Varietäten der Querstreifung haben, wobei ich hinzufüge, dass offenbar zahllose Varietäten vorkommen (Noniusschrauben etc.). Die zusammengesetzten Noniusperioden indessen und ihre regelmässige Anordnung möchte ich hingegen nicht mehr als einfache Variationen der Entwickelung ansehen und nehme an, dass sie irgend einem physiologischen Nebenzwecke dienen, welcher noch zu ermitteln wäre.

Hier nun ist zu beachten, dass die Struktur der Fibrillen bzw. Fibrillenbündel, betrachtet in der Längenrichtung der Faser, durch das Eintreten der Noniusperioden geradezu in nichts verändert wird. Die einzige offensichtliche Abänderung die Muskelstruktur betrifft die Schrägstellung der Querstreifung und, da es die Grund- und Mittelmembranen allein sind, welche in zusammenhängendem Zuge von einer Seite der Faser zur anderen hindurchlaufen, so ist die Frage, was die Schrägstellung dieser Membranen bedeuten kann; eine befriedigende Antwort darauf habe ich aber nicht finden können. Im normalen Falle werden die genannten Membranen (Telo- und Mesophragmen, Z- und M-Streifen) im Kontraktionsakte mit dem Anwachsen des Querschnittes der Faser einer stärkeren Spannung unterliegen und sie werden demzufolge einem Oberflächenminimum zustreben. Letzteres wird dann erreicht sein, wenn die Membranen sich genau senkrecht auf die Faserachse eingestellt haben, und, da sie identische Strukturpunkte unter sich in Verbindung bringen, so werden letztere bei dieser Gelegenheit in identische Querschnittsebenen eingestellt werden. Demgemäss wird im Kontraktionsakte eine strenge Ausrichtung der Muskelstruktur statthaben. Es lässt sich nun nicht einsehen,

dass diese Verhältnisse durch die im ganzen geringfügige und sehr oft einerseits der keilförmigen Figur fehlende Schrägstellung der Querstreifung wesentlich sollten abgeändert werden. Ich hatte mir daher herausgerechnet, dass die beobachtete Schrägstreifung vielleicht für den Zustand der vollkommenen Erschlaffung der Faser eine besondere Bedeutung haben könne. Sollte nämlich in der Periode der Expansion der Faser der gegebene Raum nach Lage und Umständen nicht genügen, so müsste sie einer Fältelung oder Schlängelung unterliegen, eine Erscheinung, die gelegentlich in der ruhenden Muskulatur beobachtet werden kann. In diesem Zusammenhange kam ich auf die Vermutung, dass die Schrägstellung der Z-Streifen die nächste Ursache der gesetzmässigen Fältelung der erschlaffenden Faser sein könne; die keilförmigen Figuren würden alsdann voraussetzungsweise wie die Schlusssteine in die bogenförmigen Gewölbe der konvexen Faserstrecken zu liegen kommen. Als wir aber einen M. sternothyreoideus vom Hunde in völlig erschlafftem Zustande fixierten, haben wir keinerlei geschlängelte Fasern auffinden können und die vorstehende Hypothese entbehrt somit einstweilen der Bestätigung.

Synthetischer Teil.

a) Einleitung.

In den letzten 20 Jahren habe ich eine allgemeine Theorie der Organisation des thierischen Körpers zu begründen versucht und sie unter dem Namen der „Teilkörpertheorie“ in meinem Werke über „Plasma und Zelle“ in die Wissenschaft eingeführt. Nach dieser theoretischen Vorstellung besteht der ganze Körper aus gewissen geweblichen Systemen niederer und höherer Ordnung, welche eine entwickelungsphysiologische — embryodynamische — Bedeutung haben und durch Teilung (im weitesten Sinne: auch Knospung, Sprossung) ver-

mehrbar sind. Dies sind die von mir sogenannten Histosysteme bzw. Histomeren. Entwickelt wurde diese theoretische Anschauung von mir zunächst an der Zelle und Muskelfaser; erst später, im Verlaufe weiterer Untersuchungen, zeigte sich die Möglichkeit, die nämliche Theorie auch auf die zusammengesetzten geweblichen Systeme höherer Ordnung zu übertragen. Es ergab sich beispielsweise mit einem höchsten Grade von Wahrscheinlichkeit, dass die Darmzotten, die Lieberkühnschen Drüsen und die Geschmacksknospen durch Teilung fortpflanzbare Organe sind, ähnlich wie die Zelle, die Chromosomen, die Zentren, Zentriolen, Chlorophyllkörper usw. Neuere, ungemein weitschichtige Untersuchungen über die nachembryonale Entwickelung der Schilddrüse haben meine Vorstellungen bestätigt, zugleich aber hat sich gezeigt, dass der Name „Teilkörpertheorie" eigentlich zu enge ist. Man kann an Stelle dessen die Bezeichnung „synthetische Theorie des tierischen Körpers" setzen.

Diese meine Theorie hat demnach zum Objekte: 1. Die Entwickelung des Körpers (Embryodynamik) auf Grund der Fortpflanzung und Synthese (morphologische und physiologische Verbindung) der „genetischen Systeme" (Histosysteme), wobei die Arten der Synthese den Arten der Fortpflanzung irgendwie entsprechen müssen, und 2. den Aufbau des fertigen Körpers, den Bauplan, seine Gliederung in genetische Systeme niederer und höherer Ordnung. — Die hier gemeinte „Synthese" ist immer als ein Akt der Organisation aufzufassen, durch welchen ein Neues, nämlich eine systematische Verbindung höherer Ordnung, geschaffen wird.

Diese Theorie ist berufen, die empirischen Erfahrungen der Anatomie zu ergänzen. Die bisherige Morphologie war im wesentlichen analytischer Natur; sie buchte die Resultate der fortgesetzten Zergliederung des Körpers und wir brachten es auf diese Weise gewissermassen zu einer empirischen

Formel des Körpers. Zu dieser muss die synthetische oder Strukturformel hinzugefunden werden, und in diesem Sinne habe ich von einer synthetischen Theorie gesprochen, zuerst im Jahre 1899 in dem Aufsatze „Schleiden, Schwann und die Gewebelehre" (Würzburger Sitzungsberichte). In den letzten 10 Jahren habe ich ferner Gelegenheit gehabt, viele Stichproben auf meine Theorie am Objekte selbst zu machen, welche mir ebensoviele positive Resultate an den zusammengesetzten geweblichen Systemen ergaben, von denen aber bisher nur ein geringer Teil veröffentlicht werden konnte. Da die vorliegende Arbeit sich in der gleichen Richtung bewegt, so erlaube ich mir an dieser Stelle einen kurzen Abriss der synthetischen Theorie der Muskelfaser zusammenzustellen, um zu zeigen, dass die oben beschriebenen Noniusfelder auf keinen Fall eine belanglose Einzelheit sind, dass sie vielmehr ein besonderer Ausdruck der typischen Organisation des Körpers und seiner Entwickelungsgesetze sind. In dieser Aufrechnung werde ich zu zeigen versuchen, dass die Muskelfaser ganz und gar aus Teilkörpersystemen niederer und höherer Ordnung sich zusammensetzt, wobei die letzteren die ersteren in sich begreifen („Enkapsis" oder Ineinanderschachtelung). Es lässt sich nämlich erstlich nachweisen, dass das Grössenwachstum des Myoblasten auf Endoamitose beruht, d. h. auf direkter Teilung des Kerns bei gleichzeitigem Wachstum des Plasmas nach dem Proportionalitätsgesetze. Zweitens lässt sich dartun, dass die Myofibrillen nach ihrer ersten Anlage sich durch fortgesetzte Teilung vermehren. Drittens gehört hierher die obige Herleitung über die Vermehrung der Querstreifungsfolgen durch Spaltung, und schliesslich lässt sich in hohem Grade wahrscheinlich machen, dass alle direkt sichtbaren Struktursysteme der Muskelfaser über die untere Grenze der mikroskopischen Wahrnehmbarkeit hinaus aus teilbaren kleinsten Lebenseinheiten, den Protomeren, sich in letzter Linie zusammensetzen.

Somit beruht dann die gesamte Organisation, der „Bauplan", der Muskelfaser auf einer Zusammensetzung aus Teilkörpersystemen, welche nach den bestimmten Regeln der Fortpflanzung in bestimmter räumlicher Ordnung neben- und übereinander gesetzt werden.

b) Grössenwachstum des Myoblasten.

Wir unterscheiden die Mitose und Amitose von der Endomitose und Endoamitose. In den beiden letzteren Fällen findet zwar die Teilung des Kerns und die entsprechende proportionale Vermehrung des Plasmas statt, es fehlt aber die äussere Zelleibsteilung. Auf diese Weise entstehen dann durch einen besonderen Akt der entwickelungsgeschichtlichen Synthese mehrkernige Gebilde, deren Formwert der Zahl der Kerne entsprechend ein Mehrfaches einer einkernigen Zelle ist (Pliomeren oder höhere Homologen der Zelle).

Was die Muskelfaser anlangt, so geht ihre Entstehung von einer einkernigen Faserzelle, dem Myoblasten, aus, in dessen Plasmaleib bereits die ersten Fibrillen erscheinen; letztere sind anfangs anscheinend glatt, ungestreift, unmittelbar darauf aber bereits quergestreift (s. die Abb. in „Plasma und Zelle", Bd. II, S. 643). Der Myoblast wächst weiterhin in die Länge und die Kerne vermehren sich entsprechend. Die Form der Kernteilung ist beim wachsenden Myoblasten bzw. beim quergestreiften Muskel zweifellos die Amitose. Zwar sind zahlreiche Mitteilungen über Mitose bei dem vorliegenden Objekte in der Literatur niedergelegt worden, man übersieht aber dabei, dass bei den Embryonen höherer und desgleichen bei den Larven niederer Wirbeltiere die Muskelfasern rasch wachsen und dass sie demzufolge ein besonders günstiges Objekt für die Auffindung der mitotischen Figuren des Kerns sein müssten. Dies ist aber durchaus nicht der Fall; vielmehr gehören Mitosen im Muskel zu den allergrössten

Raritäten. Ich selbst habe bei jahrzehntelanger genauer Bekanntschaft mit den wachsenden Muskelfasern (bei den Larven der Molche und Fische sowie bei den Schmetterlingsraupen) doch erst in letzter Zeit ganz vereinzelte Muskelkerne in Mitose gefunden (vgl. auch die Diskussion des Gegenstandes in „Plasma und Zelle", Bd. II, S. 554 f.). Mit diesen Erfahrungen stimmt sinngemäss überein, dass die Zentren in den quergestreiften Muskelfasern bisher nicht aufgefunden werden konnten. Somit liegt die Wahrscheinlichkeit nahe, dass früher vielfach Bindegewebsmitosen mit solchen des Muskelgewebes verwechselt wurden. Jedenfalls haben wir keinen Grund, von unserer Meinung abzugehen, dass im wachsenden Myoblasten die Kerne sich typisch durch Amitose vermehren. Auf die biologische Bedeutung dieser Tatsache werde ich noch später zu sprechen kommen.

Bekanntlich werden die Muskelfasern bei grösseren Geschöpfen sehr lang, beim Menschen in grossen Muskeln nach den Bestimmungen v. Frorieps bis zu 12 cm. Es ist klar, dass es misslich ist, ein derartiges Gebilde eine verlängerte vielkernige Zelle zu nennen, und zwar aus dem folgenden Grunde. Bei der Muskelfaser und ebenso bei dem Neuron ist das Längenwachstum zweifellos proportional der allgemeinen Zunahme der Körpergrösse, und eben hierdurch unterscheiden sich beide Gebilde von den gewöhnlichen einkernigen Zellen. Bis vor kurzem war es nun nicht möglich, die entwickelungsphysiologische Natur dieser beiden Zellabkömmlinge nach allgemeinen Begriffen zu beurteilen. Nachdem aber durch die grundlegenden Arbeiten von R. Hertwig und Boveri das Wesen der Kernplasmarelation näher bekannt geworden ist, ergibt sich die Möglichkeit darzutun, dass die Muskelfaser sich auf dem Wege innerer Teilungen, durch Endoamitose, zu einem Gebilde besonderer Art entwickelt, welches sich mit steigender Kernzahl und zunehmender Grösse

immer mehr von dem Ausgang der Entwickelung, von der Zelle selbst, entfernt (über die Natur des Neurons und die Kernplasmarelation vgl. „Plasma und Zelle“ Bd. II, S. 868—871, 878—880).

Unter Kernplasmarelation versteht man das bei den einzelnen Zellenspezies konstante Verhältnis der Mengen von Kern- und Zellsubstanz. Es sei mir erlaubt darauf hinzuweisen, dass ich vielleicht der erste gewesen bin, der vor vielen Jahren auf das bestimmte Grössenverhältnis zwischen Kern und Zelleib aufmerksam wurde, und dass ich auch versucht habe, diese Erkenntnis theoretisch auszunützen (Untersuchungen am Leukozyten, Spannungsgesetz usw.). R. Hertwig und Boveri jedoch haben dieser Angelegenheit die Wendung gegeben, dass zu einer bestimmten Menge Chromatins eine bestimmte Plasmamenge gehören müsse, und sie haben beide diesen Satz durch Zuhilfenahme des Experimentes zu erhärten vermocht, der eine durch seine Versuchsreihen an Infusorien, der andere durch seine Beobachtungen über die möglichen Variationen der Befruchtung. Die Erfahrungen beider Autoren laufen darauf hinaus, dass bei Kern und Plasma unter Bedingungen, welche eine Zu- oder Abnahme des einen Teils herbeiführen, ein sekundärer Vorgang ausgelöst wird, durch welchen das ursprüngliche Mengenverhältnis wieder hergestellt wird.

Das Wesen dieses Verhältnisses ist nicht näher bekannt. Doch habe ich auf Grund der zahllosen Versuche über die Folgen der Nervendurchschneidung, id est Durchschneidung des Neurons, darauf hingewiesen, dass die in Rede stehende Beziehung dem Ursprunge nach rein dynamischer Natur ist (Plasma und Zelle, S. 809 f., 868—880). Die Nervendurchschneidung stellt sich in biologischer Betrachtungsweise als eine Amputation des Neurons dar und betrifft daher zugleich auch die Kernplasmarelation. Die Versuche dieser Art leiten

mit voller Deutlichkeit darauf hin, dass eine grundlegende dynamische Beziehung zwischen Chromatin (hier Zytochromatin oder Tigroid) einerseits und dem Plasmaleibe des Neuroms andererseits besteht, und dass diese Beziehung in dem relativen Mengenverhältnis beider Teile seinen materiellen Ausdruck findet.

Im übrigen stelle ich den Satz von der Kernplasmarelation oder das Proportionalitätsgesetz als eine der allgemeinsten Grundwahrheiten in den organischen Naturwissenschaften hin. Ja dieser Satz kann eine fast axiomatische Geltung beanspruchen, wie sich aus den Erscheinungen des Wachstums und der Teilung der Zellen in folgender Weise herleiten lässt.

Der Bestand des Lebens hat zur Bedingung, dass sich die Zellen in wesentlich gleicher Form und Art durch viele Generationen hindurch erhalten können. Man denke zunächst an die Zellpersonen, an die einzelligen Tiere und Pflanzen. Sollen diese in einer Folge von Generationen ihren Speziescharakter bewahren, so gehört dazu, dass das relative Mengenverhältnis von Kern und Plasma sich nicht wesentlich ändere. Würde diese Beziehung fortwährend wechseln, so wäre der bestimmte Speziescharakter damit aufgehoben. Die Vermehrung der Einzelligen geschieht nun in den gewöhnlichen Fällen auf dem Wege der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung, und es ist klar, dass diese ein proportionales Wachstum von Kern- und Zellsubstanz zur Folge haben muss, wenn die durch Teilung entstandenen Tochterindividuen der Mutter gleichen sollen. Die nämliche Betrachtung gilt ganz in der gleichen Weise auch für die Gewebezellen. Sollen diese sich durch eine lange Folge von Teilungen hindurch in ihrer spezifischen Form und Art erhalten, so müssen alle ihre Bestandteile einem proportionalen Wachstum unterliegen, welches zunächst, bei der Natur unserer mikroskopischen Untersuchungen, in dem konstanten Grössenverhältnis von Kern und Zelleib zum Ausdruck ge-

langt. Fortpflanzung hat man oft als ein Wachstum über das persönliche Mass hinaus bezeichnet. Wendet man diesen Satz auf die Zellenteilung an, so kann es sich nur um ein Wachstum handeln, bei welchem alle Teile in den gleichen Verhältnissen zunehmen, weil nur auf diese Weise die Tochterzellen den Mutterzellen gleich oder ähnlich werden.

Wir sind daher der Meinung, dass das Proportionalitätsgesetz auf das innigste mit den Teilungsvorgängen der Zelle zusammenhängt, wie auch am Objekte selbst sich zu erkennen gibt. Denn wenn eine Gewebezelle sich teilt, so liefert sie zunächst zwei entsprechend kleinere Tochterzellen, welche unmittelbar darauf zu wachsen beginnen und das Wachstum solange fortsetzen, bis sie dem Modell der Mutterzelle sich völlig angeglichen haben, worauf der Ruhezustand wieder eintritt. Im übrigen handelt es sich in der Kernplasmarelation sicherlich weniger um ein rohes Verhältnis der Mengen von Kern- und Zellsubstanz, mehr um ein bestimmtes Verhältnis der Zahl der kleinsten Lebenseinheiten in beiden Teilen, welche sich bei Gelegenheit der Teilung der Zelle pari passu vermehren — verdoppeln —, eine Folgerung, auf welche wir weiter unten noch zurückkommen werden. Soll am Objekte selbst eine Untersuchung über die Kernplasmarelation angestellt werden, so bleibt nichts anderes übrig als sich an die ausmessbaren Grössen bzw. an die bemerkbaren Chromatin- und Plasmamengen zu halten. Jedoch sind diese ungefähr bestimmbaren Quantitäten von Körpersubstanz in beiden Teilen ganz offenbar von sekundärer Bedeutung, da, wie schon erwähnt, die in Rede stehende Beziehung in der Grundlage auf dynamischen Wirkungen beruht, durch welche die ins Spiel kommenden Quantitäten geregelt werden. Im Organischen dürfte es schliesslich weniger auf die Massen und die Grössen, mehr auf die Form der Struktur, auf die Organisation, ankommen, wie man sich leicht klar machen kann, wenn man etwa an zwei Uhrwerke von gleicher

Konstruktion und gleicher Leistung denkt, von denen das eine gross und schwer, das andere klein und leicht ist. Man soll also, da wir noch in den Anfängen stehen, die bis heute vorliegenden Fassungen des Proportionalitätsgesetzes nicht allzu wörtlich nehmen und dadurch den nötigen Spielraum für künftige genauere Bestimmungen lassen.

Nach den vorstehenden allgemeinen Ausführungen kommen wir nunmehr auf das Wachstum des Myoblasten zurück.

Wenn es im grossen und ganzen als feststehend gelten darf, dass im Laufe der Embryonalentwickelung gleiche Mutterzellen auf dem Wege der Teilung und des proportionalen Wachstums gleiche Tochterzellen liefern[1]), so steht auch fest, dass jede typische Mitose oder Amitose, wenn aus zufälligen oder entwickelungsphysiologischen Gründen die äussere Teilung ausbleibt, zur Entstehung eines Doppelgebildes führen muss, denn wir haben dann zweimal die Masse des Kerns und zweimal die Masse des Protoplasmas. Setzen sich die Teilungen des Kerns und das verhältnismässige Wachstum des Plasmas bei ausbleibender Zelleibsteilung weiterhin fort, so entstehen entsprechend der Reihe nach Bildungen vom dreifachen, vierfachen, fünffachen Formwert der Zelle usf. Ein derartiges Wachstum kommt den bekannten Riesenzellen des Knochenmarkes zu, mit der Abänderung jedoch, dass die zur Entwickelung gelangenden Chromatinmassen sich in einem einheitlichen Körper, einem einzigen Riesenkern, vereinigen. Die gedachten Zellen gehen aus den Leukozyten durch Endomitose her-

[1]) Ich nehme keineswegs an, dass die Kernplasmarelation bei den sämtlichen Zellenarten des Körpers die gleiche sei. Vielmehr ist zu vermuten, dass während der Ontogenese die ursprüngliche Relation nicht fortdauernd aufrecht erhalten und in den verschiedenen Stämmen der Körperzellen zu spezifischen Werten entwickelt wird. Die quergestreifte Muskulatur zeigt beispielsweise im Verhältnis zum weissen Blutkörperchen ein Überwiegen des Plasmavolumens. Diese hier zum ersten Male aufgeworfene Frage berührt indessen die obigen Darlegungen nicht irgendwie in näherer Weise.

vor. Der Leukozyt tritt in Teilung ein, aber die chromatische Kernfigur wird von einem mittleren Stadium an rückläufig, ohne dass es zu einer äusseren Teilung des Zelleibes kommt. Das Resultat ist wegen des mit der Mitose verbundenen proportionalen Wachstums von Kern- und Zellsubstanz eine vergrösserte Zelle mit vergrössertem Kern. Die jugendlichen Riesenzellen sind freilich im ganzen genommen noch recht klein und demzufolge schwer auffindbar. Jedoch die Endomitose kann an dem nämlichen Objekte sich vielfach wiederholen, womit dann ein entsprechendes periodisches Grössenwachstum verbunden ist. So entstehen dann allmählich jene grossen mitunter riesenhaften Zellenleiber, die als Megakaryozyten beschrieben wurden.

Ein Wachstum gleicher Art auf dem Wege der Endoamitose schreibe ich dem Myoblasten zu. Dieser streckt sich fortdauernd in die Länge, indem er im gleichen Verhältnis wie der Körper des Embryos wächst. Währenddessen findet eine fortdauernde Vermehrung der Kerne statt und ich nehme ohne Bedenken an, dass mit der Zahl der Kerne auch die Plasmamasse in gleichem Verhältnis zunimmt (die Beweisgründe s. weiter unten).

Gehen wir beim einkernigen Myoblasten von dem Verhältnis $\frac{MK}{MP}$ — Masse des Kerns durch Masse des Plasmas — aus, so haben wir bei doppeltem, dreifachem, vierfachem Kern usf. die identischen Relationen $\frac{2MK}{2MP}, \frac{3MK}{3MP}, \frac{4MK}{4MP}$ usf. Daher spreche ich in diesen und ähnlich gearteten Fällen nicht von 2-, 3-, 4kernigen Zellen, sondern Dimeren, Trimeren, Tetrameren der Zellen usf. Diese Reihe bringt, wie man sieht, zugleich ein gewisses Gesetz der konstanten Proportionen zum Ausdruck. Die ausgewachsene Muskelfaser ist daher in meinem Sinne nicht eine „vielkernige“

Zelle, sondern das Polymer (oder Pliomer) einer Zelle, nämlich des Myoblasten. Die ganze aufeinander folgende Reihe der Entwickelungszustände mit wachsender Kernzahl bezeichne ich ferner als eine „homologe“ Reihe, und schlage vor, diese besondere Form des Wachstums als eine solche durch Polymerisation zu bezeichnen. Hierzu gebe ich die folgenden weiteren Ausführungen.

Man hat wohl 100 Jahre lang die Muskelfaser nach allen Richtungen hin analysiert, im eigentlichen Sinne des Wortes zergliedert, in ihre Einzelbestandteile, in Kerne, Fibrillen, Elemente der Querstreifung, interstitielle Körner usf. aufgelöst, kurz man hat sie auseinandergelegt in vielerlei Formbestandteile, die zum Teil so fein sind, dass sie an der Grenze der Wahrnehmbarkeit liegen. Auf diese Weise ist man zu einem umfangreichen empirischen Materiale, zu einer empirischen Formel des Muskels gekommen. Man hat aber bisher davon Abstand genommen, die durch die Zergliederung zu unserer Kenntnis gekommenen Einzelbestandteile durch eine theoretische Synthese wiederum zu vereinigen. Diese theoretische Synthese darf nicht ein Hirngespinnst sein, sie muss vielmehr jene das Wesen der Entwickelung ausmachende embryonale Synthese, welche die durch fortdauernde Spaltung erzeugten Formbestandteile in einer aufsteigenden Organisation zu Systemen oberer Ordnung vereinigt, zum Ausdruck zu bringen suchen. Kurz es fehlte bisher eine Gesamtvorstellung über die Einheit der Organisation, über den Bauplan, über die durchgehende synthetische Verbindung aller Teile der Muskelfaser, und diese ist es, welche wir erstreben.

Ich glaube nun in obiger Betrachtung gezeigt zu haben, dass durch das folgerechte Wachstum des Myoblasten aus der einkernigen Zelle durch organische Synthese (morphologische und physiologische Verbindung) etwas Neues, eine Muskelfaser wird, welche durchaus nicht von gleicher Ordnung ist wie

der Myoblast selbst, sondern vielmehr als dessen Polymer, als dessen *höheres Homologon*, angesehen werden muss. Dies lässt sich nicht bloss aus der Teilkörpertheorie in Verbindung mit der Kernplasmaregel ableiten, sondern man kann den hinreichenden Beweis auch aus der Beobachtung ableiten.

Vielkernige Plasmamassen bezeichnet man bekanntlich als Synzytien. Die Muskelfaser selbst könnte man als ein Synzytium bezeichnen, wenn man wollte; nur würde diese begriffliche Subsumption nicht viel nützen. Man kann es nun einem Synzytium nicht ansehen, ob es auf dem Wege des verhältnismässigen Wachstums von Kern- und Zellsubstanz entstanden ist. *Der Umstand aber, dass manche Synzytien sich sekundär abfurchen und in eine Summe gleichartiger Zellen zerfallen, ist gewissermassen die Probe aufs Exempel.* Ein bekanntes Beispiel dieser Art ist der protoplasmatische Wandbelag im Embryosack der phanerogamen Pflanzen, welcher sich in der erwähnten Weise abfurcht. Im Bereiche des Muskelgewebes haben wir mit Wahrscheinlichkeit am Myokard ein ähnliches Objekt. Denn trotz vieler speziell daraufhin gerichteter Untersuchungen ist beim Fötus und beim Kinde in den ersten Lebensjahren in der Herzwand nichts anderes gefunden worden als eine unter sich zusammenhängende Fleischmasse mit zahllosen Kernen, also ein Synzytium, während in späterer Zeit, im vorgeschrittenen Kindesalter, die Segment- oder Zellgrenzen sekundär hervortreten. Kommen also nicht neue, anders geartete Erfahrungen hinzu, so haben wir auch bei diesem Objekte eine *nachträgliche Abfurchung*, und wir können daraus schliessen, dass das Wachstum in der vorhergehenden Zeit nach dem Proportionalitätsgesetze statthatte.

Aus der in Rede stehenden Abfurchung gehen nun beim Menschen ein- bis zweikernige Segmente oder Zellen hervor, d. h. die Zellen und ihre Dimeren. Vergleicht man nun die

ein- und zweikernigen Gebilde miteinander, so kann man das sehr allmähliche Wachstum der ersteren, die ebenso allmähliche Grössenzunahme und Zerlegung des Kerns durch Amitose, die weitere Längsstreckung des Segmentes und das Auseinanderrücken der Tochterkerne gut beobachten. Man hat also die Form der Endoamitose mit verhältnismässigem Wachstum der Kern- und Zellsubstanz direkt vor Augen (vgl. auch „Plasma und Zelle", S. 550).

Diese ganze Auseinandersetzung leitet denknotwendigerweise auf die entwickelungsphysiologische Erklärung des Vorkommens der direkten Kernteilung hin, und zwar auf folgende Weise. Wir haben bereits oben darauf aufmerksam gemacht, dass das Wachstum durch Mitose immer ein periodisches oder, wenn man will, stossweises ist: die Zelle teilt sich und plötzlich setzt das Wachstum ein, um nach kurzer Zeit wiederum zu sistieren. Ein derartiges periodisches Wachstum ist aber in der Entwickelung der Muskelfaser nicht möglich, denn das werdende Geschöpf wächst sehr allmählich in kontinuierlichem Zuge und die Muskelfasern folgen ebenso kontinuierlich dem allgemeinen Wachstum. Der fortlaufenden stetigen Verlängerung der Faser entspricht nun auf der anderen Seite der Apparat der Amitose. Beispielsweise beobachtet man im Herzmuskelfleisch sehr genau, wie sich die Kerne allmählich in die Länge strecken und sich ebenso allmählich zerlegen, so dass mithin eine Parallelität zwischen dem stetigen Wachstum des Chromatins und des Plasmavolumens besteht. Eine bemerkenswerte Analogie haben wir beim Neuron, da mit dessen allmählicher Vergrösserung eine ebenso allmähliche Vermehrung des Zytochromatins verbunden ist, wodurch die Kernplasmarelation ständig aufrecht erhalten wird.

Zusammenfassung. Der Myoblast wächst auf dem Wege der inneren Teilungen nach dem Proportionalitätsgesetze. Da sich die Kerne hierbei durch Amitose vermehren, so be-

zeichnen wir diese Art des Wachstums als ein solches durch Endoamitose. Die vielfach beobachtete Erscheinung der Abfurchung der Synzytien, eventuell auch des Myokards, legt in vollkommener Weise klar, dass das Wachstum von Kern- und Zellsubstanz im gleichen Verhältnisse fortschreitet. Wegen der Aufeinanderfolge der inneren Teilungen sind die Zustände der jungen Muskelfaser mit 2, 3, 4 Kernen usf. als Dimeren, Trimeren, Tetrameren etc., die ausgewachsene Faser als das Polymer des Myoblasten zu bezeichnen. Oder man kann auch sagen: die Entwickelungsstadien der Muskelfaser mit zunehmender Kernzahl sind die höheren Homologen des Myoblasten und bilden mit diesem zusammen eine homologe Reihe. Der Myoblast wächst mithin durch „Polymerisierung".

Diese Form des Wachstums durch innere Teilungen bedeutet zugleich eine besondere Form der „Synthese", denn die Teilungen sind unvollständig und die aus der Teilung hervorgehenden Tochtersysteme bleiben von vornherein unter sich in sehr vollständiger Weise verschmolzen. Auf diese Weise erzeugt sich die Muskelfaser als ein komplexes System oberer Ordnung, welches möglicherweise selbst wiederum durch Spaltung teilbar ist.

c) Vermehrung der Myofibrillen durch spontane Längsteilung.

Es lässt sich nun weiterhin zeigen, dass die besondere Form des Wachstums der Muskelfaser im einzelnen auf der Teilungsfähigkeit (und Synthese!) der sämtlichen in die Faser eingeschlossenen Struktursysteme niederer Ordnung beruht.

Was die Muskelfibrillen angeht, so habe ich zuerst im Jahre 1894 aus dem Prinzip der sog. Cohnheimschen Felderung abgeleitet, dass die Fibrillen sich während der Querschnittszunahme der Faser fortgesetzt durch Längsspaltung vermehren. Das erwähnte Feldersystem (Fig. 19, Mensch!) ist also in erster

Linie nicht eine funktionelle, sondern eine auf der Form der Entwickelung beruhende, genetische, oder, wenn man will: eine

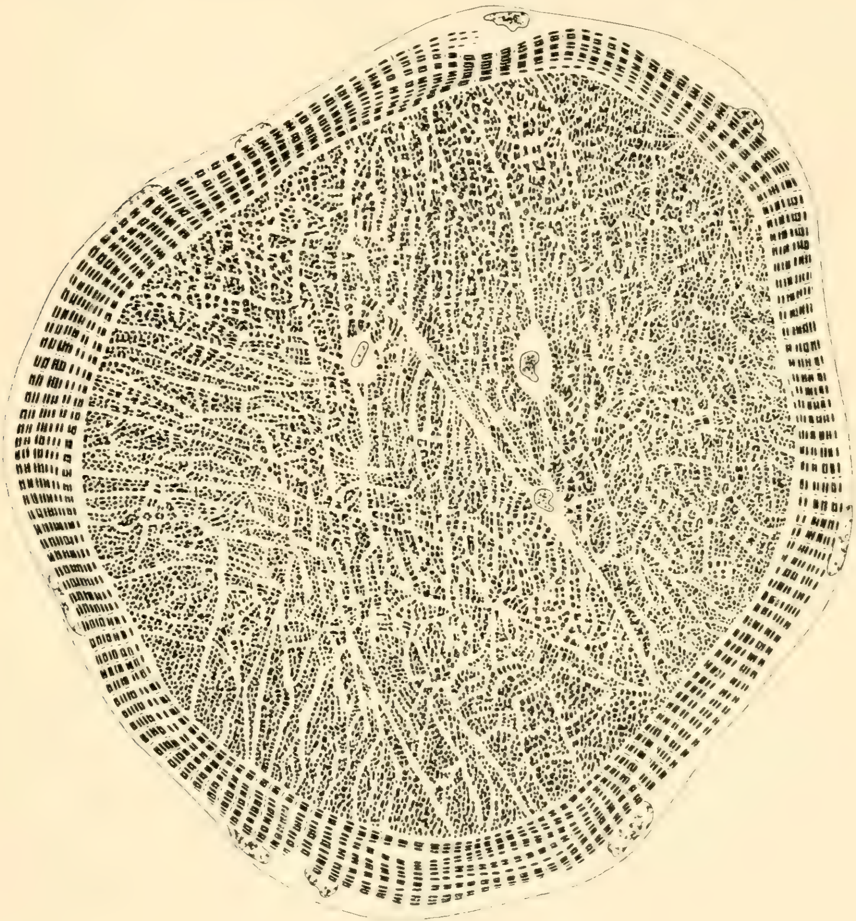


Fig. 19.

Breite Faser aus dem M. pectoralis des Myotonikers Andler. Trichloressigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. ca. 900. Unter dem Sarkolemm findet sich eine breite Schicht zirkulärer Fibrillen. Das Querschnittsfeld der längs verlaufenden Fibrillen zeigt in prächtiger Weise die Cohnheimsche Felderung. Der Flächeninhalt dieses Feldes betrug 9065 μ^2, die Zahl der in ihm enthaltenen Fibrillenquerschnitte 11924. Mithin haben wir in diesem Falle 131538885 Fibrillen pro cm². (Zählungen von Frau Dr. Löbner.)

Teilungsstruktur. Noch im gleichen Jahre (1894) hat dann Maurer die Teilung der Myofibrillen bei den Larven der Knochenfische direkt beobachtet. In der Folgezeit habe ich mich dann vielfach mit dem Gegenstande beschäftigt (s. „Plasma

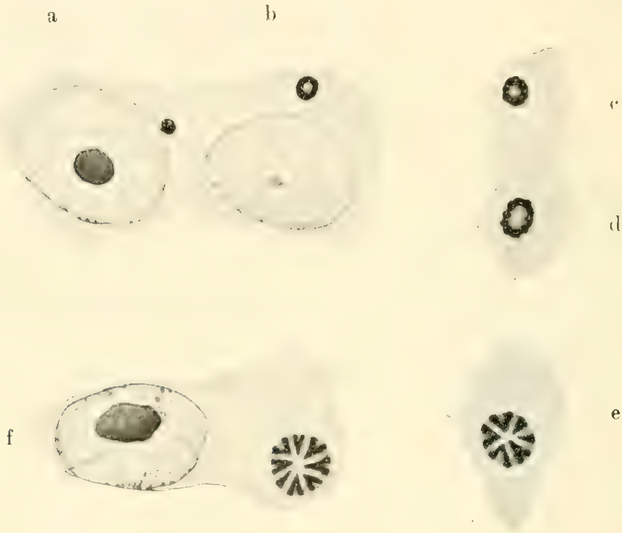


Fig. 20.

Embryo der Forelle. Trichloressigsäure, Eisenhämatoxylin. Vergr. 3800. Querschnitte durch die Myoblasten bezw. kontraktilen Faserzellen auf einem frühen Stadium. Bei a sieht man den Querschnitt der scheinbar homogenen Primärfibrille unmittelbar neben dem Kern. Bei b ist diese Fibrille in die Form einer Röhre übergegangen, welche bei c und d an Querschnitt zugenommen hat. Der Ring bei d erscheint bereits geknotet und deutet auf diese Weise die Zusammensetzung aus Einzelfibrillen an. Bei e und f ist der Zerfall in die Teilfibrillen eingetreten, welche von vornherein mannigfache Spaltungszustände erkennen lassen.

und Zelle“, S. 649 ff.) und letzthin (1913, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 83) in dem Forellenembryo ein ausgezeichnetes Demonstrationsobjekt der Fibrillenspaltung aufgefunden. Da meine diesbezügliche Arbeit erst vor einigen Jahren erschienen ist, so will ich auf den Gegenstand nicht mehr in voller Ausführ-

lichkeit zurückkommen und wiederhole in vorliegendem Zusammenhange nur kurz die grundlegenden Tatsachen.

Der Querschnitt des Myoblasten (Fig. 20 a) zeigt bei der Forelle zunächst eine einzige etwa 0,5 μ dicke Fibrille, welche durch Wachstum in ein anscheinend röhrenförmiges Gebilde übergeht (Fig. 20 b, c, d). Der Mantel dieser Röhre zerfällt unmittelbar darauf in eine Mehrzahl im Kreis gestellter Fibrillen, die in radialer Richtung abgeplattet oder bandartig sind und von vornherein Teilungszustände aufweisen (Fig. 20 e f). Die Fibrillenspaltung erfolgt nun zunächst ausschliesslich in radialer Richtung, so dass der Kreis der Primärfibrillen andauernd wächst (Fig. 21 a); dabei streckt sich der Fibrillenquerschnitt immer mehr in gleichem Sinne, so dass die Bandform immer deutlicher hervortritt (Fig. 21 b, c). Hat der Kreis der Primärfibrillen eine gewisse beträchtliche Grösse erreicht, so zerfallen sie vom inneren Ende her durch Abspaltung in eine Unmasse feinerer Fibrillen, welche sich ihrerseits weiterhin vermehren, so dass allmählich ein solides Fibrillenbündel zustande kommt (bei Fig. 21 d Beginn der Abspaltung).

Die Teilungsfiguren der bandartigen Fibrillen treten bei unserem Objekte in prächtigen Bildern und in zahlreichen Variationen auf; es dürfte kaum ein zweites Objekt geben, welches eine stetige Entwickelung durch Teilung in so vollkommener Weise verdeutlicht, wie das hier vorliegende. Das Wesentliche unseres Falles ist demgemäss, dass die Unsumme gleichartiger Fibrillen, welche in der Muskelfaser schliesslich enthalten sind, alle von einer einzigen Mutterfibrille abstammen. Daher wird die Querschnittszunahme der Faser in erster Linie durch die Fibrillenspaltung bedingt sein, während naturgemäss über die Art und Weise der Vermehrung der interfibrillären sarkoplasmatischen Substanz auf direktem Wege zunächst nichts ermittelt werden kann.

In theoretischer Hinsicht habe ich über die geschilderten

Vorgänge der Entwickelung der Myofibrillen ausgehend von einer einzigen Ahnenfibrille das folgende geäussert.

Der vollständige Zerfall bzw. die Aufspaltung der vorher

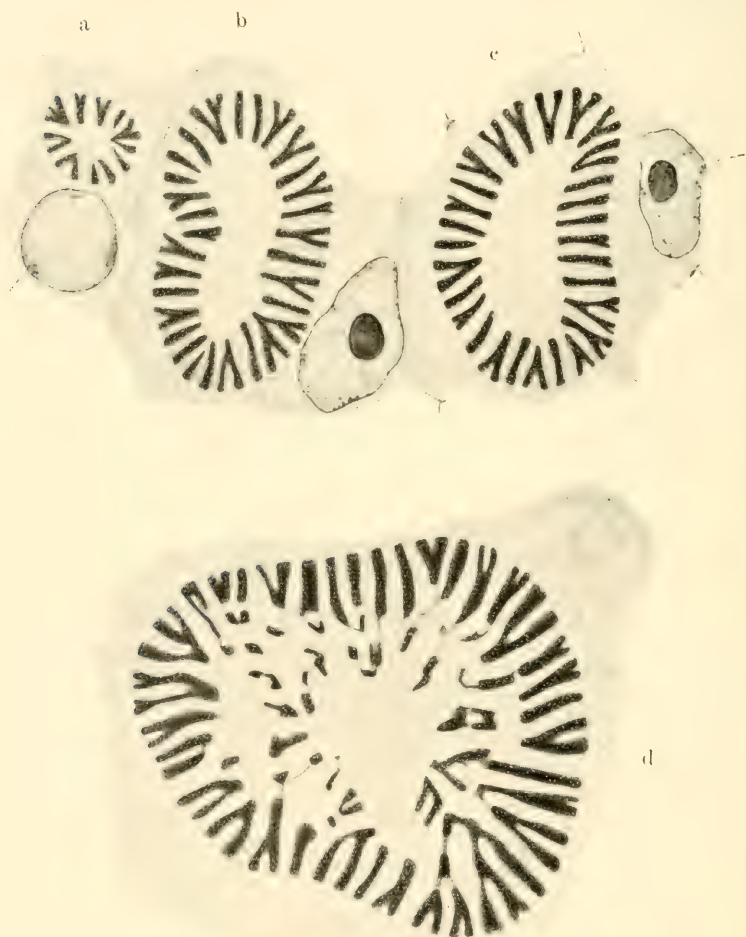


Fig. 21.

Objekt etc. wie vorher. Fortgeschrittene Zustände der Fibrillenbildung. Bei a, b und c sieht man das Wachstum des Fibrillenkreises durch fortgesetzte radiale Spaltung seiner Glieder. Bei d hat der Zerfall der bandartigen Primärfibrillen vom inneren Ende her begonnen.

bandförmigen Fibrillen in feinere Fäserchen von annähernd isodiametrischem Durchschnitte ist ein Prozess besonderer Art, welcher passend als „Dissoziation“ bezeichnet werden kann. Wären die bandförmigen Fibrillen in sich homogen, so wäre die Aufspaltung unmöglich; letztere beruht vielmehr zweifellos auf einer „metafibrillären“ Struktur, welche schon vorher vorhanden war, aber durch das Mikroskop nicht mehr zur Anschauung gebracht wurde, weil sie jenseits der Schwelle der Auflösbarkeit lag. Somit ist an dieser Stelle das wirkliche Bestehen einer „metafibrillären“ Struktur ohne weiteres erweislich, und es ist klar, dass die Teilungsfähigkeit der Myofibrillen überall auf einer direkt nicht sichtbaren „Spaltungsstruktur“ oder „Teilungsstruktur“ beruhen muss. Es lässt sich dies noch weiterhin erläutern, wenn wir die Zerlegung der dicken, anscheinend röhrenförmigen Primärfibrille (Fig. 20, b, c, d) in die radial gestellten Einzelfibrillen (Fig. 20 e, f) näher betrachten. Es liegt nämlich zwischen dem röhrenförmigen Gebilde einerseits (c, d) und dem Fibrillenbündel vom kleinsten Querschnitte andererseits (e, f) die Schwelle der Unterscheidbarkeit der kleinsten Dimensionen, d. h. bei e können die Einzelfibrillen gerade eben noch als voneinander different wahrgenommen werden, während bei c und d der Fibrillenkreis, auch wenn er in Wahrheit schon vorhanden wäre, optisch nicht mehr auflösbar sein würde und zu einem mehr oder weniger homogenen Rohr zusammenschmelzen müsste. Da nun unter und über der Unterscheidbarkeitsgrenze das Wachstum der Querschnittsfigur sich in der gleichen Form eines sich allmählich erweiternden Ringes vollzieht, so habe ich geschlossen, dass hier wie dort die Ursache die gleiche ist. „Die Primärfibrille (a) wird im Prinzip die nämliche Struktur besitzen wie (später) die zusammengesetzten Muskelzylinder; sie wird aus einer Summe von metafibrillären Elementen bestehen, aus deren radialer Spaltung

der (anscheinend) homogene Hohlzylinder der unmittelbar folgenden Stadien in kontinuierlichem Zuge hervorgeht." Und wiederum wird sich aus dem homogenen Zylinder in stetigem Wachstum der optisch in sich differente Kreis der bandförmigen Fibrillen entwickeln.

In der Originalarbeit habe ich den Nachweis erbracht, dass die Fibrillenteilung in letzter Linie auf der Teilungsfähigkeit der kleinsten Lebenseinheiten oder Protomeren beruht; hierauf werden wir später noch einzugehen haben.

Zusammenfassung. Das Dickenwachstum der Muskelfaser beruht im wesentlichen auf der fortgesetzten Vermehrung der Myofibrillen durch Längsspaltung, welche bei der Forelle nachweislich von einer einzigen Mutterfibrille abstammen. Aus der Tatsache der freiwilligen Aufspaltung der Fibrillen lässt sich ferner ihre feinere „metafibrilläre" Struktur unmittelbar folgern.

Die Myofibrillen sind somit wie die Kerne als untergeordnete Histomeren der Muskelfaser, als Teilkörper niederer Ordnung, zu bezeichnen. Hierbei ist nun zu beachten, dass bei Gelegenheit der Fibrillenspaltung die Nachkommen sich nicht vollständig voneinander trennen. Denn die genaue Beobachtung der Muskelstruktur zeigt vielmehr, dass die Fibrillen durch die Streifen Z untereinander in Verbindung bleiben. Somit ist der Vorgang der Fortpflanzung der Fibrillen durch Spaltung zugleich verbunden mit einem Vorgang der Zusammenfügung oder „Synthese", durch welchen die Fibrillen unter sich zu einem zusammengesetzten Systeme oberer Ordnung vereinigt werden. Isolieren wir daher eine Fibrille durch Zupfung, so müssen wir die durch die Z-Streifen bedingte Kontinuität der Nachbarfibrillen auf gewaltsamem Wege zur Lösung bringen. Daher passt auf die Fibrille der Begriff eines morphologischen Individuums durchaus nicht, denn von diesem müssten wir verlangen, dass es allseitig gut begrenzbar sei. Dagegen besitzt

sie Teilkörpernatur, und der Begriff des Histosystems ist auf sie ohne weiteres anwendbar. Wie das Beispiel zeigt, stehen Spaltungsfähigkeit und gewebliche Kontinuität durchaus nicht miteinander im Widerspruche.

d) Die Vermehrung der Kommata durch Spaltung.

Wie die Muskelfaser durch Fibrillenteilung in die Dicke wächst, so nimmt sie an Länge zu durch Spaltung der Querstreifungsfolgen bzw. ihrer Anlagen. Über diesen Gegenstand haben wir bereits in vorstehendem gehandelt, und die dort mitgeteilten Erfahrungen würden in der vorliegenden Ausarbeitung über die „synthetische Morphologie“ der Muskelfaser sich an dieser Stelle einordnen. Hier will ich nur wenige Worte noch hinzufügen.

Wenn wir die Fortpflanzung der Kommata durch Spaltung als gesichert annehmen, so können wir bei näherer Betrachtung diese als eine unvollständige Form der Selbstteilung ansehen, wie wir sie in ähnlicher Weise schon bei den Fibrillen vorgefunden haben. Denn die Nachkommen trennen sich nicht voneinander, vielmehr bleiben sie in ihrem primären Zusammenhange erhalten. Der Vorgang der Vermehrung der Kommata ist mithin zugleich verbunden mit einem Vorgang der entwickelungsphysiologischen Synthese und das Produkt der Entwickelung ist schliesslich ein metameres Strukturgebilde höherer Ordnung, ein monoserial geordneter Verband von Histomeren, eine Art Stockbildung, ein Histokormus. Bei dieser Gelegenheit zeigt sich wiederum, dass der Begriff eines histologischen Individuums, wenn auch niederer Ordnung, auf die Kommata ebensowenig wie auf die Fibrillen anwendbar ist, denn die querstreifige Substanz lässt sich in zwei spaltungsfähige Histosysteme, die Fibrillen einerseits, die Kommata andererseits, auflösen, welche einander nach zwei Raumesrichtungen rechtwinklig durchschneiden. Diese doppelte Spalt-

barkeit schliesst es aus, dass wir die Fibrillen oder Kommata als histologische oder morphologische Individuen anerkennen; vielmehr verlangt sie die Aufstellung neuer Begriffe.

e) Zurückführung der Muskelstruktur auf eine Zusammensetzung aus kleinsten teilbaren Lebenseinheiten oder Protomeren.

Der Fall der Muskelfibrille zeigt, dass wir die durch Teilung vermehrbaren Histomeren der Zelle und ihrer Derivate in zwei Gruppen sondern können. Die erste umfasst diejenigen Organellen, welche in unendlicher Generationsfolge immer wieder aus der Teilung bereits vorhandener Muttergebilde hervorgehen und sich dadurch dauernd erhalten; hierzu gehören unter anderem der Kern und das Zentrum, nach einer bis vor kurzem gangbaren Ansicht auch die Chlorophyllkörper der Pflanzenzelle. Zweitens aber stellt sich heraus, dass auch gewisse andere Strukturgebilde der Zelle, welche nicht durch den Befruchtungsakt übertragbar sind, sondern jedesmal während der Ontogenese von neuem entstehen, ebenfalls, wenn einmal vorhanden, durch eine schier unendliche Reihe von Teilungen fortpflanzbar sind. Hierzu gehört in erster Linie die Myofibrille.

Dies Ergebnis ist von höchster Bedeutung für die Theorie der kleinsten Teilkörper oder Protomeren. Denn wir können nicht annehmen, dass die aus einer besonderen Differenzierung der plasmatischen Grundmasse des Zellenleibes hervorgehenden Plasmafibrillen die Teilungsfähigkeit sekundär erwerben; vielmehr ist der Schluss unausweislich, dass die kleinsten lebenden Teile, aus denen die Fibrille durch eine besondere Art der Aneinanderreihung entwickelt wird, diese Teilungsfähigkeit von vornherein besassen. Man kommt mithin an dieser Stelle

durch einen direkten Rückschluss auf die reale Existenz der kleinsten Teilkörper oder Protomeren.

Diese Auseinandersetzung möchte ich durch die folgende Überlegung ergänzen. Die lebendige Substanz, das Protoplasma, hat zweifellos mehrere formbildende Grundeigenschaften, wie die zahllosen Plasmauntersuchungen der Neuzeit unzweideutig lehren. Eine dieser Grundeigenschaften ist die Fähigkeit der Fibrillenbildung, d. h. die Fähigkeit, die kleinsten Lebenseinheiten längs einer Strukturachse gradlinig übereinander zu bauen. Diese Fibrillenbildung sehen wir häufig unter unseren Augen vor sich gehen (Polstrahlen, feinste Pseudopodien). Ich lege nun einen besonderen Nachdruck darauf, dass der Aufbau in diesen Fällen längs einer geometrisch graden Linie erfolgt (vgl. „Plasma und Zelle", II. Bd., S. 977, 990 ff.). Beispielsweise führe ich an, dass die zum Teil unmessbar feinen Pseudopodien der Heliozoen und Vampyrellen, ferner die ebenfalls oft enorm feinen Tentakeln der Suktorien, durchaus den Eindruck einer geometrischen Konstruktion machen. Das gleiche gilt ja eigentlich auch für die in weiteren Kreisen bekannteren Gestalten der Zilien und Geisseln. Weiterhin gehören zu diesen linearen Strukturgebilden auch die Myofibrillen, Neurofibrillen, Epidermisfasern, Polstrahlen und ähnliche Gebilde. Sie alle gehen in ihrer Entstehung auf die homogene Matrix der Zelle, auf die bei einzelligen Tieren, Ei- und Furchungszellen amöboid bewegliche Grundmasse zurück. Lässt es sich nun nachweisen, dass einige dieser Gebilde durch spontane Längsteilung fortpflanzbar sind, wie die Muskelfibrillen und Epidermisfasern (s. „Plasma und Zelle", S. 962 ff.), wahrscheinlich auch die Neurofibrillen, so ist der Schluss durchaus gerechtfertigt, dass die homogene Grundmasse bzw. das amöboide Plasma der Struktur nach aus einer Summe kleinster Teilkörper oder Protomeren besteht, welche, wenn sie in bestimmter Stellung längs einer geraden

Linie aneinander gereiht werden, der spontanen Teilbarkeit jener Fibrillen zugrunde liegen. Hierzu kommen dann noch die Erfahrungen über die künstliche Spaltbarkeit der Plasmafasern (Myofibrillen, Geisseln der Spermatozoen), welche geeignet sind, die vorgetragene Anschauung weiterhin zu unterstützen.

Nach unserer Anschauung lässt sich demzufolge die gesamte kontraktile Substanz der Muskelfaser einschliesslich der Grundmasse oder des Sarkoplasmas in letzter Linie theoretisch in eine Summe von kleinsten Teilkörpern oder Protomeren auflösen.

Zusammenfassung.

A) Ergebnisse der Beobachtung.

1. In den Muskelfasern aller Arten (im Myokardium, der Zunge, in den Extremitäten- und Stammuskeln; Mensch und Tiere) findet man die von mir sogenannten Noniusperioden, d. h. die Nebeneinandersetzung zweier parallel laufender Fibrillenbündel, von denen das eine auf einer gewissen Strecke eine Zahl n, das andere eine Zahl n + 1 Kommata oder Querstreifungsfolgen enthält. Bei oberflächlicher Betrachtung erscheint die Querstreifung der beiden Bündel lediglich gegeneinander verschoben. Erst die Auszählung der Kommata zeigt, dass einerseits ein Zuwachs von einem Komma vorhanden ist. Die auf diese Weise einander konjugierten Fibrillenbündel wurden zum Unterschiede von den „Säulchen", Columnae musculares, Koellikers als „Muskelpfeiler", Pilae musculares, bezeichnet.

2. Es kommen zwei Varianten der Noniusperioden vor. Bei der einen sind die Kommata wie gewöhnlich reine Querdifferenzierungen der kontraktilen Substanz — „reine Perioden" —, bei der anderen ist das Komma gleich einer Wendeltreppe um eine zwischen den beiden Bündeln und ihnen

parallel verlaufende Längsachse schraubig aufgewunden — „schraubige Perioden". — Nur die ersteren waren einstweilen Gegenstand der genaueren Untersuchung.

3. Beim M. sternothyreoideus des Hundes, übrigens auch bei anderen Muskeln, kommen zusammengesetzte Noniusperioden vor, welche aus mehreren bis vielen (bis zu ca. 20) parallel gestellten Fibrillenbündeln oder Pfeilern bestehen. Auf diese Weise kommen die räumlich oft weit ausgedehnten „Noniusfelder" zustande, welche wegen der Verschiebung der Querstreifung von einem Pfeiler zum anderen meist ein recht unruhiges Bild der Querstreifung aufweisen.

4. Erst die genaue Auszählung der Kommata im Noniusfelde bringt die Tatsache zum Vorschein, dass beim Übergange vom ersten zum zweiten, vom zweiten zum dritten, vom dritten zum vierten Pfeiler usf. die Zahl der Kommata um je eine Einheit wächst. Haben wir demgemäss eine Zahl von n Pfeilern, so haben wir n—1 Noniusperioden und ebenso beim letzten Pfeiler eine Zahl von n—1 Kommata im Überschusse. Auf diese Weise kommt eine besondere algebraische Beziehung zwischen Fibrillierung und Querstreifung zustande.

5. Diese Verhältnisse lassen sich in ansprechender Weise konstruktiv zum Ausdruck bringen. Es ist nämlich möglich, in dem Pfeiler 1 (einerseits am Rande der Faser) ein Komma zu bestimmen, an dessen Stelle in dem folgenden Pfeiler 2, in dem dritten Pfeiler 3, in dem vierten 4 Kommata stehen usf. Wird diese wachsende Folge der Kommata in einer Zeichnung durch besondere Ausfärbung kenntlich gemacht, so erhält man die Figur eines Keils mit vielgliedriger Basis und einfacher Spitze. Dieser Keil, Sphenode genannt, enthält die überzähligen Kommata vermehrt um ein Glied in jedem Pfeiler, und die Zahl der Kommata in der Basis des Keils ist gleich der Zahl der Pfeiler. Streichen wir am Rande der keilförmigen Figur einen durchlaufenden Querstreifen weg, so erhalten wir die

„reduzierte Sphenode", welche lediglich die überzähligen Kommata einschliesst.

6. Durch die Einschiebung der überzähligen Kommata ist das Noniusphänomen bedingt. Denn die Querstreifungsfolgen jedes Pfeilers werden gezwungen vor dem neu auftretenden Komma auszuweichen und so ergibt sich von einem Pfeiler zum anderen eine oft weithin bemerkbare Streifenverschiebung. Letztere bedingt zugleich eine Abscherung der benachbarten Pfeiler gegeneinander, und dadurch erklärt sich die Entstehung jener Spalten, durch welche die Pfeiler voneinander geschieden werden. Die Pfeilerbildung ist demgemäss eine sekundäre Erscheinung, während die Muskelsäulchen Koellikers sich in unmittelbarer Weise auf das Dickenwachstum der Faser durch Fibrillenspaltung zurückleiten lassen.

7. Betrachtet man die Sphenode im ganzen und ihr Verhältnis zu den angrenzenden durchlaufenden Querstreifungsfolgen, so ergibt sich, dass den letzteren eine entsprechende Schrägstellung aufgezwungen wird. Ihre Winkelabweichung von der queren Normallage wechselt in ungemeinem Grade; dabei tritt die Schräglage der Streifen bald nur auf der einen, bald auf beiden Seiten der Sphenode auf.

8. Auf Grund der vorstehenden Beobachtungen habe ich geschlossen, dass die Kommata bzw. ihre unfertigen Anlagen zu den Teilkörpern gehören und sich durch Spaltung vermehren. Die vielgliedrigen Noniusperioden würden demnach aus einer Aufeinanderfolge mehrfacher Spaltungen hervorgehen, welche am Lokal haften und von einem bestimmten Komma ausgehend weiterhin die Nachkommen desselben betreffen, wobei jede folgende Spaltung einen immer geringeren Teil des Querschnittes der Faser erfasst.

9. Die Noniusfelder sind beim M. sternothyreoideus des Hundes keine vereinzelte Erscheinung. Bei vielen Fasern wiederholen sie sich nachweislich in geringen Intervallen in

deren ganzer Ausdehnung, soweit diese in den Präparaten verfolgt werden kann. Hierbei zeigt sich, dass die benachbarten Sphenoden streng alternierend gestellt sind, d. h. sie sind gegeneinander um 180° gedreht. Liegt bei einer ersten Sphenode die Schneide des Keils nach links, so liegt sie bei der folgenden nach rechts usf. Diese Regel des Stellungswechsels lässt keinerlei Ausnahme zu; man kann die Umkehrung des Strukturbildes bei der Verfolgung einer günstig im Schnitt liegenden Faser ohne weiteres Dutzende von Malen hintereinander beobachten.

10. Die benachbarten Sphenoden weisen an ihrer Basis annähernd die gleiche Zahl von Querstreifungsfolgen auf. Dies ist ein allerdringendstes Bedürfnis. Denn durch die Einschiebung der keilförmigen Figuren werden die benachbarten durchlaufenden Querstreifungsfolgen zu einer Winkelabweichung von der Normallage gezwungen, welche nur dadurch kompensiert werden kann, dass der nächste Keil umgekehrt gestellt ist und annähernd dieselbe Zahl von Gliedern aufweist. Oder man kann auch sagen: In einer Folge von Noniusfeldern müssen die keilförmigen Figuren unter Hinzurechnung der kleinen Nebenkeile (Parasphenoden) durchschnittlich die nämliche Zahl von Gliedern an ihrer Basis aufweisen.

11. Durch das Auftreten der Sphenoden gewinnt die Muskelfaser eine streng seitliche Symmetrie. Klare Bilder erhält man daher nur auf Schnitten, welche parallel zur Symmetrieebene liegen. Die Mittelschnitte weisen die grösste Zahl von Pfeilern auf; an den weiter nach der Oberfläche hin liegenden Schnitten nimmt die Zahl der Pfeiler mit der Breite der Muskelfaser allmählich ab.

B. Ergebnisse der theoretischen Betrachtung.

1. Die einkernige Urmutterzelle der Muskelfaser oder der Myoblast wächst im ganzen betrachtet auf synthetischem Wege

durch Endoamitose nach dem Proportionalitätsgesetze. Die ein-, zwei-, drei-, vierkernigen Stadien usf. sind als Mono-, Di-, Tri-, Tetrameren usf. zu bezeichnen. Sie bilden insgesamt eine „homologe" Reihe. Die fertige Muskelfaser ist ein „Polymer" oberer Ordnung des Myoblasten.

2. Als Beweisgründe des proportionalen Wachstums des Myoblasten führe ich an:

a) dessen direkte Beobachtung beim Übergang der Herzmuskelzellen von der einkernigen in die zweikernige Form;

b) die sekundäre Abfurchung der Synzytien, eventuell des Myokards.

3. Im einzelnen betrachtet ergibt sich, dass die Myofibrillen Histomeren der Muskelfasern sind, insoferne sie sich durch Längsteilung vermehren. Bei der Forelle gehen die sämtlichen Fibrillen der Faser auf eine einzige Urmutterfibrille zurück.

4. Auch die Kommata sind untergeordnete Histomeren der Muskelfaser. Als Beweisgründe habe ich angeführt:

a) Die Erscheinung, dass die Kommata sich in der Längenrichtung der Faser in schier unendlicher Folge aneinander reihen, weist mit Bestimmtheit darauf hin, dass diese als identische Tochtergebilde von identischen Muttergebilden durch Spaltung abstammen.

b) Das Komma selbst ist ein natürliches Doppelgebilde, bestehend aus zwei spiegelbildlichen durch den Streifen M voneinander getrennten Hälften, die sich mit aller Wahrscheinlichkeit auf einen unvollständigen Teilungsakt der Anlage zurückleiten.

c) Der Aufbau der keilförmigen Figuren ist nicht anders erklärbar als durch Spaltungen der Kommata bzw. ihrer Anlagen, welche mehrfach aufeinanderfolgend sich nicht durch den ganzen Querschnitt der Faser fortsetzen.

5. Die Myofibrillen können nicht gut als „morphologische Individuen“ wenngleich niederer Ordnung bezeichnet werden, da sie durch die Z-Streifen zu einer kontinuierlichen Struktur unter sich verbunden werden. Das gleiche gilt von den Kommata, die zwar wie die Fibrillen sich durch Spaltung vermehren, niemals aber sich voneinander isolieren und wie jene in einem primären kontinuierlichen Zusammenhange verbleiben. Auch ist zu beachten, dass die beiden Systeme, Fibrillen und Kommata, sich im Raume rechtwinklig durchkreuzen, so dass das nämliche Strukturkonvolut nach zwei verschiedenen Richtungen hin spaltbar ist. Daher können die Fibrillen und Kommata in unserem Sinne nur als Histosysteme oder der Muskelfaser untergeordnete Histomeren bezeichnet werden.

6. Der Vorgang der Vermehrung der Fibrillen und Kommata durch Spaltung ist nach dem vorigen, weil zwischen den Nachkommen ein primärer Zusammenhang bestehen bleibt, zugleich verbunden mit einem Vorgang der „Synthese“, durch welchen die betreffenden Teile zu einem Systeme oberer Ordnung vereinigt werden. Wenn im Kreise der niederen Tiere, z. B. bei den Korallenpolypen, die durch unvollständige Spaltung entstandenen Nachfahren unter sich körperlich vereinigt bleiben, so spricht man von einer Stockbildung. In gleichem Sinne kann man die Summe der unter sich vereinigten Fibrillen ebenso wie die Summe der vereinigten Kommata als eine gewebliche Stockbildung, Histokormus, bezeichnen.

7. Den Fibrillen muss eine metafibrilläre Struktur zugeschrieben werden, welche die unmittelbare Grundlage ihrer Spaltbarkeit ist.

8. Die plasmatischen Teilkörper niederer Ordnung lassen sich in zwei Gruppen sondern, solche, die bei der Befruchtung übertragen werden und demzufolge in unendlicher Generationsfolge sich fortpflanzen, und andere, die während der Ontogenese von neuem entstehen. Die Myofibrille gehört naturgemäss zu

der letzteren Gruppe. Da man nun nicht annehmen kann, dass die Fibrille ihre Teilungsfähigkeit sekundär erworben hat, so kommen wir zu dem Schlusse, dass die Grundmasse des Myoblasten, aus welcher die primäre Fibrille durch einen besonderen Akt der Differenzierung entsteht, aus einer Summe kleinster teilungsfähiger Einheiten, den Protomeren, sich zusammensetzt.

9. Nach dem Gesagten lässt sich die gesamte kontraktile Substanz der Muskelfaser einschliesslich der Grundmasse oder des Sarkoplasmas in letzter Linie theoretisch in eine Summe kleinster Teilkörper oder Protomeren auflösen. Demnach ist die Muskelfaser ein zusammengesetztes Teilkörpersystem. Das Prinzip der Zusammensetzung der Muskelfaser begreift sich aus der Form der Synthese der ihr untergeordneten Histomeren als eine Art Ineinanderschachtelung oder „Enkapsis".

Aus der Kgl. anatomischen Anstalt in München.
Vorstand: Geheimrat Prof. Dr. J. Rückert.
Untersuchungen, ausgeführt mit Unterstützung aus der Samson-stiftung der kgl. bay. Akademie der Wissenschaften in München.

ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE FORTPFLANZUNG DES GROTTENOLMES

(PROTEUS ANGUINEUS LAUR).

VON

H. STIEVE.

Mit 18 Abbildungen auf Tafel 12/15.

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Im Frühjahr 1914 bezog ich zu histologischen Untersuchungszwecken von der Grottenverwaltung in Adelsberg 10 angeblich frisch gefangene Olme, allein leider ergab die Sektion und nachfolgende mikroskopische Untersuchung, dass bei allen Tieren, trotzdem sie sich nur zwei Tage auf der Bahn befunden hatten und gleich nach der Ankunft getötet worden waren, die Geschlechtsdrüsen schon tiefgreifende Degenerationserscheinungen zeigten, ein Missstand, über den auch Jörgensen (1910) klagt, obwohl er ihn in seiner vollen Tragweite noch nicht erkannte. Da die vorgefundenen Rückbildungserscheinungen, wie ich mich durch analoge Untersuchungen an anderen Objekten überzeugt hatte, lediglich eine Folge des Gefangenlebens waren, so beschloss ich, mich nach Adelsberg selbst zu begeben und den Olm an seinen natürlichen Aufenthaltsorten aufzusuchen, um so sicherlich ganz frisches Material zu meinen Untersuchungen zu bekommen.

Bei dieser Gelegenheit konnte ich einige biologische und anatomische Beobachtungen machen, welche wohl geeignet erscheinen, etwas Licht auf die immer noch dunkle Fortpflanzung des Olmes zu werfen, die ich im folgenden mitteilen werde.

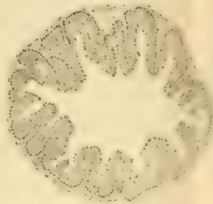
Ich möchte nicht verfehlen, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat Rückert, dem Vorstand der kgl. anatomischen Anstalt in München, für die gegebenen Anregungen sowie für die zur Verfügung gestellten Geldmittel aus dem Etat des Institutes meinen allerverbindlichsten Dank auszusprechen.

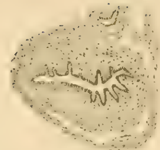
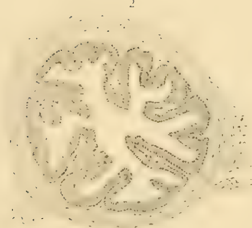
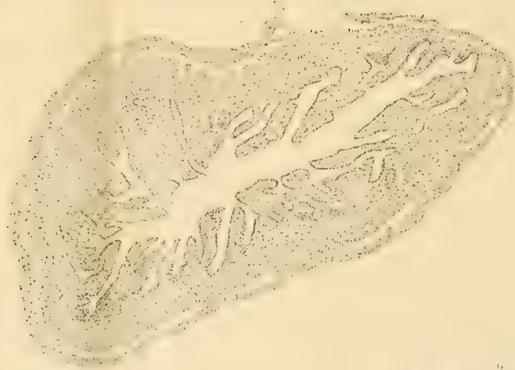
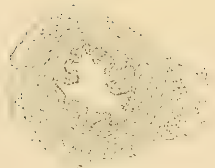
Desgleichen bin ich Herrn Grottensekretär Perko in Adelsberg, der mir mit seinem auf langjährige Grottenforschungen gestützten Rat zur Seite stand und mich auf zahlreichen Ausflügen in sonst nicht besuchte Grotten in liebenswürdigster Weise begleitete, zu Dank verpflichtet.

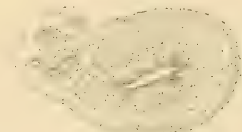
Mein Aufenthalt in Adelsberg erstreckte sich auf die Zeit vom 20. April bis 8. Mai 1914. Nach meiner Ankunft war es im Orte in kurzer Zeit bekannt geworden, dass ich zum Sammeln von Olmen gekommen sei, und schon am ersten Tage meines Aufenthaltes wurden mir einige lebende Proteen zum Kaufe angeboten. Es waren durchwegs magere, zum Teil leicht pigmentierte Tiere, wie sie am Eingang der Adelsberger Grotte jederzeit von den Grottenführern in kleinen Gefässen feilgehalten werden.

Die weitaus überwiegende Zahl dieser Olme gelangt rein zufällig in den Besitz der Bauern. Bei starken Gewittern und bei plötzlich eintretender Schneeschmelze tritt nämlich das Grundwasser der Grotten an verschiedenen Stellen an die Oberfläche und reisst dabei die gesuchten Tiere oft in grösserer Menge ans Tageslicht. Die Bauern, auf deren Grundstücken sich derartige wohl bekannte Fundstellen befinden, sammeln dann die Olme sorgfältig ein und bewahren sie zu Hause auf. Zu diesem Zwecke haben sie in ihren Kellern kleine Wassertümpel angelegt, in welchen sich die Tiere bei Fütterung mit gehacktem rohen Fleisch, gehackter Leber und Regenwürmern leidlich wohl befinden. Bei Bedarf werden dann diese oft lange gefangen gehaltenen Olme den Forschern als frisch gefangen verkauft.

Am leichtesten bekommt man solche Olme in Adelsberg selbst, wohin ja auch die überwiegende Mehrzahl der Touristen fahren, welche die Wunder der unterirdischen Grotten schauen wollen. Die mit elektrischer Beleuchtung und guten Weganlagen ausgestattete Adelsberger Grotte gestattet ja ein müheloses Ge-



niessen aller der unterirdischen Herrlichkeiten. Mit dem riesigen Aufschwung des Fremdenverkehrs hat aber auch der Olmenhandel in Adelsberg eine Zentrale gefunden, und weitaus die meisten Tiere, welche heute in alle Welt versandt werden, kommen aus Adelsberg selbst. Es wäre aber ganz falsch, aus dieser Tatsache schliessen zu wollen, dass die versandten Olme auch alle von einem einzigen Fundorte stammen. Da bei der stetigen Nachfrage nach diesem „Schatzkästlein des Histologen" die Adelsberger ihren Bedarf nicht mehr allein aus den naheliegenden Fundstellen decken können, so werden schon seit langer Zeit eigentlich alle im Karst gefangenen Proteen nach Adelsberg gesandt, denn es ist bekannt, dass sie dort den besten Absatz finden. Sie werden dann in den oben beschriebenen Wassertümpeln im Keller aufbewahrt, bis sich ein geeigneter Abnehmer findet.

Die bei Hochwasser ans Tageslicht gerissenen Olme bilden dabei nach wie vor die Hauptmasse der in den Handel gelangenden Tiere. Sie genügen jedoch nicht, um den gesamten Bedarf zu decken, und aus diesem Grunde haben schon seit längerer Zeit einige Grottenführer sich auf andere Art und Weise in den Besitz des wertvollen Tieres zu setzen gewusst. Sie suchten nämlich den Olm in den Höhlen selbst auf.

Wenn nach längerer Trockenheit der Wasserspiegel in den Grotten bedeutend gesunken ist, an manchen Stellen beträgt der Unterschied in der Wassertiefe bis zu 4 m, dann bleiben an vereinzelten, etwas tiefer liegenden Plätzen häufig Wasserlacken zurück und in ihnen finden sich die Olme oft in grosser Anzahl. So wurden in einer Nebenhöhle der schwarzen Grotte (Crna Jama) im Frühjahr 1914 in einem einzigen Tümpel von wenigen Quadratmetern Oberfläche 48 Olme auf einmal gefunden, unter ihnen befanden sich auch die 10 Weibchen, die in meinen Besitz gelangten.

Häufig befinden sich die Tiere in derartigen Wassertümpeln

schon zur Zeit des Gefangenwerdens in stark reduziertem Ernährungszustand, ein Zeichen, dass sie schon lange in dem natürlichen Gefängnis gehungert haben. Im Verhalten dieser Olme muss es allerdings wundernehmen, dass sie den Tümpel nicht verlassen und auf dem Landweg einen günstigeren Aufenthaltsort aufsuchen, steht es doch zweifellos fest, dass Proteus auch sonst häufig freiwillig das Wasser verlässt, um kleinere Felspartien zu überschreiten, er ist ja dank seiner wohlentwickelten Lungen recht gut befähigt, für kürzere Zeit ausserhalb des Wassers in feuchter Umgebung zu leben.

Gelangen nun Tiere, die längere Zeit in solchen Tümpeln gelebt haben, in unseren Besitz, so sind wir auch nicht sicher, an ihnen keinerlei Rückbildungserscheinungen vorzufinden, im Gegenteil, wie schon gesagt, erhalten wir in ihnen oft sehr stark reduzierte, typische Hungerexemplare, die sich lediglich durch die Pigmentarmut der Haut von lange bei Tageslicht gefangen gehaltenen unterscheiden. Diese Feststellung war für mich äusserst wichtig, da es mir ja daran lag, wirklich nur solche Olme zu bekommen, die bis zum Augenblick der Konservierung unter ganz natürlichen Bedingungen gelebt hatten, also an Orten, welche ihnen ständigen Aufenthalt und die zur Ernährung und Fortpflanzung notwendigen Bedingungen bieten. Vereinzelte solcher Plätze, an denen sich zu jeder Jahreszeit unabhängig vom Wasserstand Olme finden, sind den Olmfängern wohl bekannt. Die betreffenden Orte können zwar zeitweise vom Hochwasser überschwemmt und so für den Menschen unzugänglich werden, oder der Zugang zu ihnen kann ebenfalls infolge des hohen Wasserstandes unmöglich sein, niemals jedoch, auch nicht bei lange bestehender Dürre, werden die fraglichen Plätze ausgetrocknet oder auch nur von den fliessenden Wasseradern abgeschnitten. Es handelt sich bei ihnen um mehr oder weniger ausgedehnte Wassertümpel, die ähnlich wie die Abwässer unserer Flüsse mit einem der unterirdischen Bäche in Ver-

bindung stehen, und deren Boden stets mit einer tiefen weichen Schlammschicht bedeckt ist. Diese weiche Beschaffenheit des Bodens, welche ein rasches Einwühlen bei drohender Gefahr ermöglicht, scheint das Haupterfordernis für einen ständigen Aufenthaltsort, an welchem sich die Olme wirklich wohl fühlen, zu sein. Die Tiere liegen gewöhnlich ziemlich ruhig auf dem Grunde des Wassers, bei der geringsten Bewegung des Wasserspiegels oder beim Einfallen von Lichtstrahlen vergraben sie sich jedoch sofort mit aalartigen Bewegungen im Grunde und entziehen sich so der Beobachtung. Die nämliche Erfahrung machte auch Kammerer (1912) und schliesst aus ihr, dass der Olm vom Wühlen im Schlamm seine aalartige Gestalt angenommen hat. Auch er hält die betreffenden Fundstellen für die ständigen Aufenthaltsorte der Tiere.

Olme, welche an derartigen Plätzen gefangen waren, unterschieden sich auch durchwegs ganz wesentlich von allen andern, auch von solchen, die nur einige Tage gefangen gehalten oder in den früher beschriebenen Rückstandtümpeln aufgefunden waren. Ihr ganzes Wesen war äusserst lebhaft und sehr scheu, ihre Haut mit einigen weiter unten noch näher zu beschreibenden Ausnahmen, in denen es sich um Tiere im Hochzeitskleid handelte, hellrosa gefärbt und ganz pigmentfrei. Die Kiemen waren dicht, buschig, bis zu 15 mm lang und schon nach ganz kurzem Aufenthalt in dem sauerstoffarmen Wasser der Transportgefässe leuchtend dunkelrot gefärbt. Die Haut war äusserst schlüpfrig und sonderte bei jeder Berührung, besonders aber dann, wenn die Tiere zum Zweck der Tötung in Chloroformdämpfe gebracht wurden, ganz ungeheure Mengen von schleimig-glasiger Flüssigkeit ab, eine Erscheinung, die wohl auch mit dem Ernährungszustand zusammenhängt und schon nach kürzerer Gefangenschaft, besonders wenn die Olme häufig angefasst werden, verloren geht. Schliesslich befanden sich auch alle Olme, welche von solchen ständigen Aufenthaltsorten

stammten, in sehr gutem Ernährungszustand, ihr Leib war rund und walzenförmig, der Kopf übertraf den Rumpf wenig oder gar nicht an Breite. Der Darm war mit graugrünlichen Kotmassen stets prall gefüllt und schimmerte deutlich durch die Hautdecken durch. Im Darminhalt liessen sich reichliche Chitinstückchen, die Überreste von Asellus, Daphnien, Arachnoiden und Coleopteren nachweisen. Diese enorme Füllung des Darmes ist eine Erscheinung, die man bei vielen Amphibien beobachten kann, sie erklärt sich aus der überaus grossen Gefrässigkeit der Tiere. In den ersten Stunden des Gefangenlebens entleerten nun die Olme stets sehr reichliche Mengen von Kot, so dass meist schon nach etwa 24 stündiger Gefangenschaft der Darm fast vollkommen leer war. Wahrscheinlich wird bei ihnen, ähnlich wie beim Menschen durch das Angstgefühl eine starke Steigerung der Darmperistaltik ausgelöst. Jedenfalls war die enorme Darmfüllung neben den anderen eben beschriebenen Erscheinungen stets ein untrügliches Zeichen dafür, dass ein Tier wirklich frisch an einem zweckdienlichen Aufenthaltsort gefangen war, da auch in der Gefangenschaft reichlich gefütterte Tiere niemals eine derartige Darmfüllung zeigten, viel weniger aber solche, die vorher, sei es in einem Höhlenwinkel oder im Keller eines Bauern gehungert hatten. Offenbar bieten die beschriebenen, als ständige Aufenthaltsorte erkannten Stellen der Grotte auch den übrigen Höhlentieren die günstigsten Lebensbedingungen, und es ist neben der entsprechenden Beschaffenheit des Bodens auch die reichlich vorgefundene Nahrung, welche den Olm an solche Höhlenteile fesselt.

Nachdem ich so die ständigen Aufenthaltsorte von Proteus kennen gelernt hatte, galt es für meine Untersuchungen nur noch solche Tiere zu verwenden, welche unmittelbar von diesen Plätzen stammten. Allerdings ist der Fang gerade an diesen Stellen äusserst schwierig, da ja gerade die natürliche Be-

schaffenheit des Bodens den scheuen Olmen den denkbar besten Schutz gegen Verfolgung gewährt. Unter Vermeidung jeden Geräusches nähert sich der Olmfänger barfuss oder in Kletterschuhen, beim mangelhaften Licht einer Blendlaterne an den Wänden der Grotte entlang kletternd den wohlbekannten Plätzen. Meist werden die Tiere durch eine unvorsichtige Bewegung oder vielleicht auch durch das Licht verscheucht, das Fallenlassen eines Steines oder sonst irgend eine, wenn auch noch so unbedeutende Beunruhigung des Wasserspiegels genügt, die Olme wühlen sich rasch und tief in den Schlamm ein und sind für lange Zeit verschwunden. Nun verhält sich der Olmfänger ganz ruhig und wartet beim Schein einer abgeblendeten Laterne auf das Wiedererscheinen der Tiere. Es können oft viele Stunden vergehen, bis sich endlich der Schlamm wieder zu bewegen beginnt und da und dort ein Olm auftaucht. Offenbar werden die Tiere durch das schwache gleichmässige Licht der Laterne nicht beunruhigt, vorausgesetzt dass sie keinerlei verdächtige Bewegungen wahrnehmen. Mit Hilfe eines kleinen, an langem Stil befestigten Netzes gelingt es jetzt einen, manchmal auch zwei oder drei dicht beieinander liegende Olme zu erhaschen. Dann ist die betreffende Stelle zu stark beunruhigt, und oft tagelang lassen sich keine Proteen mehr blicken. Nur in ganz seltenen Fällen gelingt es bei der ersten Annäherung so sachte an den Wassertümpel zu kommen, dass kein Tier verscheucht wird und so ohne langes Warten einen Olm zu fangen. Vollkommen nutzlos ist der Versuch, die einmal im Schlamm eingewühlten Tiere weiter zu verfolgen, es gibt nur die eine Möglichkeit zu warten, bis sie von selbst wieder in das klare Wasser empor kommen.

Zum Fang der Olme an ihren ständigen Aufenthaltsorten gehört also in erster Linie Zeit und zwar sehr viel Zeit und mindestens ebensoviel Geduld. Aus diesem Grunde beschränken sich die Olmfänger im allgemeinen darauf, die Tiere nach

Hochwasser an den bekannten Stellen aufzusuchen, da anders der Preis, den sie für ihre Beute bekommen, die aufgewendete Mühe nicht verlohnt. Ich lernte nun in Adelsberg einen jungen Bauernburschen kennen, der als erfolgreicher Olmjäger bekannt war. Er erfreute sich keines eben sehr guten Leumundes, und aus diesem Grunde fällt es für ihn sehr schwer, Arbeit zu bekommen. Meist ist er nur auf Gelegenheitsverdienste angewiesen und obliegt deshalb eifrigst, bei günstigem Wasserstande oft tage- und wochenlang, dem Olmfang, da er sich auf solche Art einiges Geld verdienen kann, ohne auf ein Entgegenkommen der anderen Bauern angewiesen zu sein. Er bot mir sofort seine Dienste an. Da meine Begleitung auf den Jagdzügen als störend empfunden wurde, ich kletterte zu laut und langsam bei der höchst mangelhaften Beleuchtung an den Grottenwänden entlang, und es war mir ausserdem zu langweilig, stunden-, ja tagelang in einen Wassertümpel zu starren, um auf das Wiedererscheinen der Olme zu warten, so liess ich den Fänger meist allein gehen. Oft blieb er zwei, einmal sogar drei Tage in den Höhlen, und niemals kehrte er ohne Beute zurück. Im Verlauf von 18 Tagen erhielt ich so 45 ganz frisch gefangene Olme, die bisher unter natürlichen Bedingungen an ihrem gewöhnlichen Aufenthaltsort gelebt hatten. Danach trat stärkerer Regen ein, und das Ansteigen des Wasserspiegels machte das Betreten der fraglichen Höhlenteile unmöglich. Bis Ende Juli 1914, wo meine Arbeiten durch den Ausbruch des Krieges unterbrochen wurden, konnte ich keine weiteren Olme mehr erhalten. Die in meinen Besitz gelangten Olme stammten zum Teil aus der Kleinhäusler Grotte, zum Teil aus der schwarzen Grotte, sie wurden alle spätestens 6—8 Stunden nach dem Fange getötet und konserviert.

II. Bisherige Beobachtungen über die Fortpflanzung des Olmes.

Die alte Streitfrage, ob der Olm zu den eierlegenden oder zu den lebendiggebärenden Amphibien gehört, scheint ja nunmehr endlich gelöst zu sein. Durch eine Reihe von Versuchen zeigte Kammerer, dass Proteus bei einer Temperatur von über 15 Grad vollkommen ovipar, bei einer Wasserwärme von unter 15 Grad aber, wie sie in den unterirdischen Höhlen des Karstes herrscht, vollkommen vivipar ist, das heisst in der gleichen Weise wie Salamandra atra nur zwei Junge gebiert, die hinsichtlich ihrer Entwickelung auf der gleichen Stufe wie das Muttertier stehen und sich von diesem nur durch die geringere Grösse unterscheiden, demnach ihre ganze Embryonal- und Larvenentwickelung im Mutterleibe durchgemacht haben.

Das auffallendste Ergebnis dieser Untersuchungen ist jedenfalls die Erscheinung, dass der Olm eine ganz ungeheure Variabilität in der Art und Weise seiner Fortpflanzung zu besitzen scheint, die wohl im ganzen Tierreiche vereinzelt dastehen dürfte. Das nämliche Weibchen, welches bei einer Wasserwärme von 12, höchstens 14 Grad zwei lebendige Junge zur Welt bringt, die an Körpergrösse fast die Hälfte des Muttertieres erreichen, legt in der nächsten Fortpflanzungsperiode bei einer Wasserwärme von mehr als 15 Grad 50—60 Eier, die sich erst nach der Ablage zu Larven entwickeln, also deutlich beweisen, dass es sich bei ihnen nicht um Abortiveier handelt, die infolge der höheren Temperatur ausgestossen werden, ohne ihren normalen Entwickelungsgang durchgemacht zu haben.

Allerdings verhielten sich die Olme bei anderen Züchtern, die jedoch zum Teil nicht über so reiche Erfahrungen in der Tierzüchtung verfügten wie Kammerer, anders, indem sie nämlich auch bei einer Wasserwärme von unter 15 Grad Eier legten, andere aber bei einer Temperatur von über 15 Grad lebendige Junge zur Welt brachten. Die betreffenden Mit-

teilungen sollen im folgenden kurz zusammengestellt werden, sie sind sehr ausführlich in der oben erwähnten Arbeit Kammerers (1912) wiedergegeben, wir müssen jedoch auf einige von ihnen näher eingehen, besonders auf die beiden Veröffentlichungen von M. v. Chauvin (1882, 1883) und Zeller (1888, 1889), aus welchem Grunde, werden die folgenden Zeilen zeigen.

Der erste, der sich eingehender mit der Naturgeschichte von Proteus beschäftigt, ist v. Schreibers. Er hat in drei Arbeiten (1801, 1818, 1819) die Lebensgewohnheiten des Olmes, so weit sie ihm bekannt waren, ausführlich beschrieben und dabei auch der Fortpflanzungstätigkeit ein besonderes Augenmerk zugewendet. Zwei Jahre lang liess er sich jeden Monat mehrere Olme aus zwei verschiedenen Grotten zuschicken und untersuchte ihre Geschlechtsorgane. Er hoffte, aus den gewonnenen anatomischen Befunden Aufschluss über die Frage der Fortpflanzung zu erhalten, kam jedoch zu keinem Ergebnis, denn unter den vielen untersuchten Weibchen waren nur wenige mit vollkommen entwickeltem Ovar, aber kein einziges, in dessen Ovidukt sich Eier oder Embryonen befanden. Der von v. Schreibers eingeschlagene Weg war an und für sich wohl ganz richtig, verfehlt war es jedoch, sich die Olme schicken zu lassen. Es ist wohl anzunehmen, dass v. Schreibers häufig betrogen wurde und keine frisch gefangenen, sondern solche Tiere bekam, die schon längere Zeit gefangen gehalten worden waren. Nach mündlicher Mitteilung der Krainer Olmjäger wäre es nämlich ein überaus grosser Zufall, wenn es gelänge, zwei Jahre lang jeden Monat mehrere Olme frisch zu fangen. Bei dem verschiedenen Wasserstand in den Grotten, von dem ja die Möglichkeit frische Olme zu erhalten abhängt, erscheint dies völlig ausgeschlossen.

Auch Rusconi und Confliachi (1819) können in ihren Monographien des Olmes nur die Beschreibung eines Weibchens mit sehr gut entwickeltem Ovar geben, das jedoch

auch keinerlei Schlüsse auf die Fortpflanzung zulässt, obwohl auch sie eine grosse Anzahl von Tieren sezierten.

Die älteste sichere Nachricht über die Art und Weise der Fortpflanzung von Proteus ist das nachgerade berühmt gewordene, vom Gemeinderichter J. Geck von Verch bestätigte Protokoll des Bauern Stratil, das von Michahelles (1831) veröffentlicht wurde. Ein frisch gefangener Olm gebar drei etwa 4 cm lange Junge und „etwa hundert hirsekorngrosse durchsichtige wasserlichte Kügelchen, die durch blassrote Fäden oder Äderchen aneinander hingen". Die Jungen waren von einer Eihülle umgeben. Das Muttertier war „mehr von der kleineren Gattung", über den Fundort werden keine näheren Angaben gemacht.

Den gleichen Weg wie v. Schreibers schlug nach ihm Fitzinger ein und berichtete über seine Untersuchungsergebnisse in einer Sitzung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien (1850). Er hatte unter den ihm von Herrn Dr. Schmidl aus der Kleinhäuslergrotte übermittelten Olmen (40 Exemplare, darunter zwei lebende) bei einem Weibchen hochentwickelte Eierstöcke aufgefunden, niemals jedoch Eier oder Embryonen in den Eileitern selbst. Er hält für den einzig richtigen Weg, um Aufschluss über die Fortpflanzungsverhältnisse von Proteus zu erhalten denjenigen, welchen v. Schreibers gewählt hatte. „Die Ursache, weshalb dieser zu keinem Resultat führte, mag wohl darin liegen, dass die allermeisten Proteen, welche er erhielt, teils solche waren, welche zur Zeit der Hochwasser im Frühjahr und Sommer ausgespült wurden, wie dies bei den Olmen von Vir der Fall war; teils solche, welche noch nicht das gehörige Alter erreicht hatten, welcher Fall sich gewöhnlich bei den Olmen der Magdalener Grotte ereignete, die von den mit dem Fange beauftragt gewesenen Fischern in der Regel nur am Rande des Sees gefangen werden."

Im Anschluss an den Vortrag Fitzingers bemerkte Hyrtl, „dass er an dem von Herrn Fitzinger ihm übergebenen Exemplar, welches sehr entwickelte Ovarien hatte, am Ende des Eileiters eine Drüse aufgefunden habe, welche nur bei eilegenden nackten Amphibien (und einigen Fischen) vorkommt. Es ist hieraus mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass der Proteus ein eilegendes, kein lebendig gebärendes Tier sei".

Leider hat Hyrtl niemals eine nähere Beschreibung der fraglichen Drüse und ihres Sitzes gegeben und auch nicht mitgeteilt, ob er sie mikroskopisch, oder was bei seiner aussergewöhnlichen Geschicklichkeit im Präparieren wahrscheinlicher ist, makroskopisch dargestellt hat.

Eine derartige Drüse am kaudalen Ende des Eileiters findet sich aber, wie wir jetzt sicher wissen, nur bei Selachiern [Hyrtl (1824), Rathke (1836), Gegenbauer (1901)] als ringförmig oder in zwei Abschnitte gesonderte stark vorspringende voluminöse Erhebung am unteren Ende des Eileiters. Ihr Sekret liefert die Schale der Eier. Bei eilegenden nackten Amphibien dagegen findet sich, wie neuere Untersuchungen hauptsächlich von Böttcher (1866), Lebrun (1891), Loos (1881), Hoyer (1890), Neumann (1875), Stüve (1889), Wiedersheim (1890) und Gaupp (1904) gezeigt haben, keine umschriebene Drüse am Ende des Eileiters, sondern nur massenhafte, einfach tubulöse Drüsen im ganzen Verlaufe der Pars convoluta tubae und im Anfangsteil des Uterus, die jedoch Hyrtl nicht gemeint haben kann.

In der Folgezeit mehren sich die Beobachtungen über eierlegende Olme. So teilt F. R. Schultze (1876) mit, dass ein Ende April 1875 gefangenes Olmweibchen von 25 cm Länge, das in einer Schüssel gehalten wurde, am 7. Mai desselben Jahres 42, am 12. Mai 12 und am 15. Mai 2 Eier ablegte.

Der erste glückliche Versuch, Olme in der Gefangenschaft

zur Fortpflanzung zu bringen, wurde von der, durch ihre schönen Erfolge bei der Amphibienzüchtung allgemein bekannten M. v. Chauvin ausgeführt (1882, 1883). Sie hielt mehrere Olmpärchen in Aquarien, vollkommen vor Licht geschützt, und bemühte sich, das Wasser der Behälter stets auf einer Temperatur zwischen 8 und 11 Grad R zu erhalten. Zu diesem Zwecke wurde der Raum, in welchem die Aquarien aufgestellt waren, im Winter mässig geheizt, in den Sommermonaten wurde die Erwärmung des Wassers durch häufiges Wechseln und später dadurch verhindert, dass das Aquarium im Keller aufgestellt wurde. „Leider genügte auch dieses Mittel nicht für längere Zeit, da das Wasser der Brunnenleitung nach und nach eine Wärme von 12—13 Grad R, bei einer Luftwärme im Keller von 15 Grad R erreichte und der Fortpflanzung der Olme vor der Zeit ein Ziel setzte.“ Von den zahlreich gehaltenen Olmen wurden nur wenige brünstig, ein Weibchen legte nach zweijähriger Gefangenschaft in der Nacht vom 16.—17. April 1879 ein Ei und in der folgenden Nacht 11 weitere. Verletzungen und nachfolgende Entzündung der Kloakenränder, welche sich das Tier beim Anheften der Eier an die Tropfsteine der im Aquarium aufgestellten Grotte zuzog, bedingten nach der Ansicht von v. Chauvins eine vorzeitige Unterbrechung der Eiablage.

Erfolgreicher in seinen Züchtungsversuchen war Zeller (1888, 1889), der vier Olmpaare in einem Gartenbassin von 18 Hektoliter Inhalt unterbrachte, das durch ein doppeltes Holzdach vor Lichteinfall geschützt war. Es besass stetigen Zu- und Abfluss von Wasser, die Verdachung verhinderte im Sommer eine allzu starke Erwärmung, während in der kalten Jahreszeit durch Aufschütten von Laub und Stroh dem Einfrieren vorgebeugt wurde. Diese Vorkehrungen genügten, um das Wasser bei entsprechender Wärme zu erhalten. „Während der heissesten Zeit des Sommers stieg die Wasserwärme bis

auf 14½ Grad R und sank im Winter auf unter 4 Grad R“, eine Erwärmung auf 14,5 Grad R kam jedoch nur während der allerheissesten Zeit des Sommers vor. Am 14. April 1888 fand Zeller die ersten abgelegten Eier, ihre Zahl vermehrte sich in den beiden nächsten Tagen auf 76. Aus den Eiern entwickelten sich kleine kiementragende Larven, die von Wiedersheim (1877, 1890) ausführlich untersucht und beschrieben wurden.

Die Ergebnisse der beiden letzten Versuche von v. Chauvin und Zeller stehen also in offenkundigem Gegensatz zu denjenigen, die Kammerer erzielte, denn in beiden Fällen hatte reine Oviparität bei einer Temperatur von unter 15 Grad C stattgefunden. Die Tiere M. v. Chauvins wurden ja stets bei einer Wasserwärme von unter 15 Grad C gehalten, die Eiablage fand im Frühjahr statt, der Anstieg der Wasserwärme aber auf 12—13 Grad R (15—16 Grad C), der nach Angabe der Autorin das Laichgeschäft dauernd unterbrach, erst im Sommer, also zu einer Zeit, wo die Eiablage längst beendet war. Die Erhöhung der Wasserwärme um einen Grad über 15 Grad C, also die von Kammerer angegebene Grenze, konnte demnach die Art und Weise der Fortpflanzung nicht mehr beeinflusst haben. Das gleiche trifft für die Versuche Zellers zu, denn auch bei ihnen legten die Olme im April, also zu einer Zeit, wo ein Ansteigen der Wasserwärme auf 14,5 Grad R (18 Grad C), wie es später im heissesten Sommer manchmal eintrat, noch nicht stattgefunden haben konnte. Im Gegenteil, die Tiere hatten sich in der vorhergehenden Zeit dauernd in viel kälterem Wasser befunden, da ja die Wasserwärme im Winter zeitweise bis auf 4 Grad R (5 Grad C) und darunter sank. Es erscheint aber wohl ausgeschlossen, dass die ganz vorübergehende Erwärmung des Wassers auf 18 Grad C, die während des vorhergehenden Sommers wohl an vereinzelten Tagen stattgefunden hatte, nachträglich trotz der zwischenliegenden kalten Zeit

noch von Einfluss auf die Eiablage gewesen ist. Kammerer übersieht bei der Beurteilung der beiden Arbeiten die eben besprochenen Punkte vollkommen und macht deshalb das vorübergehende Ansteigen der Wasserwärme auf 15—16 Grad C bzw. 18 Grad C für die Oviparität verantwortlich, die er sich eben auf andere Weise nicht erklären kann.

Den dritten Gegenbeweis gegen Kammerers Annahme lieferte ein Olm, den Nusbaum (1907) im wintergeheizten Zimmer des zoologischen Instituts der Universität Lemberg hielt. Seinen Aufenthaltsraum bildete ein leeres Glasaquarium, das Tier wurde nicht gefüttert, auch nicht vor Licht geschützt, die einzige Pflege, die es erhielt, war ein ein- bis zweimal in der Woche erfolgter Wechsel des Wassers. Trotz der mangelnden Nahrung nahm aber der betreffende Olm, ein Weibchen, im Gegensatz zu seinen Mitgefangenen, an Körperumfang zu und gebar nach 13monatlicher Gefangenschaft ein auffallend grosses, sehr mageres Junges. Das Muttertier hatte also im Wasser von wesentlich höherer Temperatur als 15 Grad C gelebt, die im Sommer in Lemberg herrschende Hitze ist ja bekannt, und hatte ausserdem noch die häufige Schädigung des Wasserwechsels erfahren, durch welche ja nach Kammerer das Eierlegen sehr begünstigt wird, wie dies seine Versuche bei Salamandra maculosa zeigen.

Mehrere andere Forscher, so Wiedersheim (1890) und Bedriaga (1897), versuchten vergeblich, den Olm in der Gefangenschaft zur Fortpflanzung zu bringen. Die von den letzteren gehaltenen Tiere zeigten zwar äusserlich die Anzeichen der Brunst, schritten jedoch nicht zur Eiablage.

Kammerer selbst hielt seine Olme in einer ehemaligen Zysterne, in der nach seiner Meinung vollkommen die physikalischen Bedingungen der Krainer Karsthöhlen herrschen. Von der Decke tropft ständig Sickerwasser herab, durch den stellenweise schadhaften Zementboden dringt Grundwasser ein, wo-

durch eine Ansammlung geringer Flüssigkeitsmengen bewirkt wird. Ein Teil der Bodenfläche wurde durch eine 30 cm hohe Zementwand abgetrennt, und der dadurch geschaffene Raum, mit Hochquellenwasser angefüllt, dient den Olmen als Aufenthaltsort. Die Temperatur des Wassers beträgt höchstens 12 bis 14 Grad C. Die Tiere befinden sich in völliger Dunkelheit, nur wöchentlich ein- bis zweimal wird der Raum mittels einer roten Glühlampe zum Zwecke der Kontrolle abgeleuchtet. Diese Vorsichtsmassregel erscheint geboten, um die Olme wirklich auf ihrem natürlichen pigmentarmen Zustand zu erhalten, denn Beleuchtung mit dem grellen Licht elektrischer Bogenlampen erzeugt eine, wenn auch im Vergleich zum Sonnenlicht nur geringe, dunklere Pigmentierung der Haut. Dies zeigt sich, wie ich aus mündlichen Mitteilungen des Grottensekretärs, Herrn Perko, erfuhr und durch eigene Beobachtungen bestätigen konnte, an den in der Adelsberger Grotte zum Zwecke der Schaustellung gehaltenen Tieren, die, obwohl täglich nur ein bis zwei Stunden dem elektrischen Lichte ausgesetzt, doch nach und nach eine wesentlich dunklere Färbung annehmen als in der Freiheit bzw. in stets dunklen Höhlenteilen lebende.

Der Boden der betreffenden Zisterne Kammerers war nicht mit Lehm oder Schlamm bedeckt, da durch eine solche Bodenschicht das Wasser getrübt wurde und so die Beobachtung der Tiere erschwert gewesen wäre. Dagegen waren allenthalben grosse Steine ausgelegt, unter denen die Tiere reichliche Schlupfwinkel fanden. Zur Fütterung wurden ausschliesslich Bachröhrenwürmer verwendet. Unter diesen, dem Freileben sicher ähnlichen Verhältnissen hielt Kammerer die Olme während 8 Jahren und beobachtete bei 40 alten Olmen 12 Geburten von insgesamt 23 Jungen, die eine durchschnittliche Körperlänge von 10 cm besassen. Von den zahlreichen alten Tieren schritten also nur äusserst wenige zur Fortpflanzung. Die Verhältnisse bei der Vermehrung dieser Tiere waren fast

analóg denen von Salamandra atra. Weiterhin konnte Kammerer zeigen, dass alle Olme, die in Wasser gehalten wurden, dessen Temperatur mehr als 15 Grad betrug, von der Viviparität ohne Schwierigkeit zur reinen Oviparität und zwar ohne jede Zwischenstufe übergingen, wobei irgend welche andere Momente wie Alter, Grösse und von Extremen im Negativen abgesehen Kräfte und Ernährungszustand der Tiere, ferner von äusseren Faktoren das Licht keinen Einfluss auf die Art der Fortpflanzung haben.

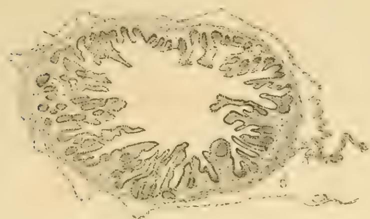
Durch diese Versuche erschien auch die Ansicht Wunderers (1909), es gäbe zwei Arten von Proteus, eine eierlegende und eine lebendiggebärende, widerlegt, da die verschiedenen Arten der Fortpflanzung bei denselben Individuen beobachtet werden konnten, je nachdem sie in Wasser von unter oder über 15 Grad gehalten wurden. Wenn Kammerer allerdings meint, dass der Einwand Wunderers schon deshalb hinfällig sei, weil bei allen bisherigen Züchtungsversuchen nur Tiere verwendet wurden, die aus Adelsberg selbst bezogen waren und welche deshalb wahrscheinlich alle ausnahmslos aus der Magdalenengrotte, also vom gleichen Fundort stammten, so befindet er sich darin im Irrtum. Denn wie wir ja schon in der Einleitung erklärten, werden die Olme aus allen Teilen des Karstes nach Adelsberg gebracht, und man kann deshalb niemals mit Sicherheit sagen, woher ein in Adelsberg gekauftes Tier stammt, wenn man sich nicht persönlich an Ort und Stelle genau von allen Einzelheiten überzeugt.

Stellen wir nun nochmals alle bisherigen Mitteilungen über die Fortpflanzung des Olmes gegenüber, so müssen vor allem die schroffen Gegensätze in den Angaben auffallen. Die Tiere v. Chauvins, Zellers, Schultzes und diejenigen Kammerers, welche in der Wärme gehalten wurden, legten 50 bis 60 mit deutlicher Gallerthülle umgebene Eier, pflanzten sich also in der gleichen Weise fort wie die Molche und andere

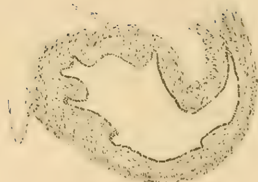
urodelen Amphibien, die sich während der grössten Zeit des Jahres im Wasser aufhalten. Der Olm Nusbaums aber und die in der Kälte gehaltenen Tiere Kammerers brachten vollentwickelte, verhältnismässig sehr grosse Junge zur Welt, in der gleichen Art wie Salamandra atra. Es handelt sich hier also um zwei Arten der Fortpflanzung, die sich grundlegend voneinander unterscheiden, durch keinerlei Übergänge miteinander verbunden sind und deshalb die Annahme Wunderers, dass es zwei verschiedene Olmarten gibt, welche sich hauptsächlich in der Art der Fortpflanzung voneinander unterscheiden, sehr wohl gerechtfertigt erscheinen liesse. Allerdings widerspricht einer solchen Hypothese ja der Umstand, dass ein von Kammerer gehaltenes Tier die beiden Modi der Fortpflanzung in zwei aufeinander folgenden Fortpflanzungsperioden zeigte. Vergleichen wir damit die grossen Schwierigkeiten, die es kostet, um sonst den Fortpflanzungsmodus eines Tieres auch nur in geringem Masse abzuändern, ich erinnere an die zahlreichen diesbezüglichen Versuche Kammerers, so muss uns diese Tatsache nur um so erstaunlicher erscheinen. Wenn die Angaben von Zeller und von v. Chauvin nicht wären, so könnten wir ja annehmen, dass es sich bei der Eiablage stets um eine Folge der schädigenden Wirkung des warmen Wassers handelt, die eine abortive Ablage der Eier zur Folge hätte. Verwunderlich erschiene dabei aber auch der Umstand, dass trotzdem eine so ausgedehnte Gallerthülle um die Eier gebildet wird, die doch bei einem Fortpflanzungsmodus, wie ihn Salamandra atra besitzt, nicht vorhanden ist. Sie setzte eine verschiedene Tätigkeit der keimleitenden Organe voraus, die sich wohl auch im anatomischen Bau geltend machen müsste.

III. Anatomischer Bau des Eileiters bei urodelen Amphibien.

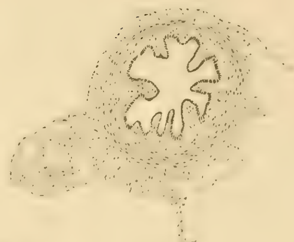
Nach der Art und Weise ihrer Fortpflanzung lassen sich die in Deutschland lebenden Urodelen, wie die Urodelen über-

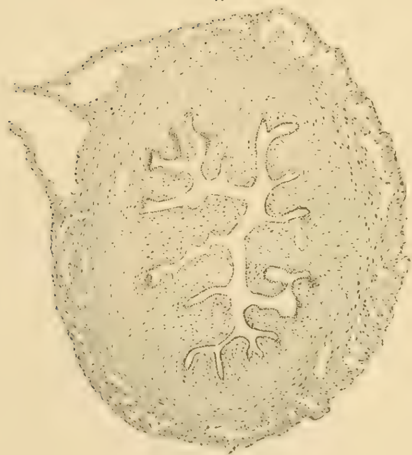

10


14






17


11







haupt, in zwei grosse Gruppen teilen, in die Tritonen (Gattung Molge) und die Salamander (Gattung Salamandra). Die ersteren legen eine grössere Anzahl von Eiern, welche gleich nach der Befruchtung umgeben von einer dicken Gallerthülle ins Wasser abgesetzt werden und dort ihren Entwickelungsgang durchlaufen. Die Eier erhalten in dem geschlängelten Teil, der Pars convoluta der Tube lediglich ihre Gallerthülle und werden durch die Muskulatur des Uterus, nämlich des untersten, nicht geschlängelten, geraden Teiles des Oviduktes geboren. Da es sich dabei um die Geburt sehr kleiner, weicher Körper handelt, so ist auch keine übermässig grosse Kraftleistung von seiten des Uterus erforderlich.

Bei der zweiten Gruppe, den Salamandern, vollenden die Eier, die in der Pars convoluta der Tube zwar auch eine Gallerthülle erhalten haben, die jedoch im Verhältnis wesentlich kleiner ist als bei den Molchen, einen mehr oder weniger grossen Teil ihrer Entwickelung im Uterus des Muttertieres. Beim Alpensalamander bildet sich je ein Ei vollkommen zum fertigen, dem Erwachsenen an Gestalt und Körperbau vollkommen gleichen Tier aus, beim Feuersalamander entwickelt sich eine ganze Reihe, 5—20, manchmal noch mehr, von Eiern zu ebenfalls ziemlich grossen Embryonen. In beiden Fällen verbleiben die Eier nicht wie bei den Tritonen nur kurze Zeit, sondern sechs Monate bis zu drei Jahren (W u n d e r e r 1909) in den Uteri und bedingen zunächst schon allein durch ihre Ansammlung, später durch ihre Grössenentwickelung eine ungeheure Ausdehnung der Uteruswand, die auch sonst noch erhebliche Veränderungen durchzumachen hat. Zur Geburt so verhältnismässig grosser Produkte wie bei den Salamandern sind ausserdem auch ganz andere Kräfte erforderlich als zur Ablage der kleinen, weichen Eier. Diese äusserst verschiedenen Anforderungen, welche an die Funktion der keimleitenden Organe gestellt werden, bedingen auch Verschiedenheiten im anatomi-

schen Bau der betreffenden Organe, wie dies im folgenden an Hand von Querschnitten durch die beiden Abschnitte der Eileiter von verschiedenen Urodelen gezeigt werden soll. Dabei soll jedoch weniger Gewicht auf die Beschreibung des feineren histologischen Baues der Zellen, sondern hauptsächlich auf die des Gesamtbaues des Organes, der einen Schluss auf die Funktion zulässt, gelegt werden. Es wurden untersucht die Eileiter von Molge cristatus Laur., Molge alpestris Laur., Molge vulgaris L., ausserdem Salamandra maculosa Laur. und Salamandra atra Laur. Von jedem Tier wurde der Uterus, also der unterste Teil des Eileiters, und die eigentliche Tube, also die proximalen Teile des Eileiters, getrennt histologisch untersucht.

A. Bau des Eileiters bei den eierlegenden Molchen.

Eröffnet man im Sommer nach erfolgter Eiablage oder im Herbst die Bauchhöhle eines weiblichen Tritonen, so erblickt man die beiden Ovidukte als weissliche, längs verlaufende Stränge zu beiden Seiten des Darmes auf den Nieren liegen. Der proximale, weitaus längere Teil, die eigentliche Tube, ist stark geschlängelt, er verläuft in meanderförmigen Windungen, während der distale, an der Kloake gelegene Teil, der Uterus, in einer Länge von 8—12 mm gerade gestreckt ist. Sonst unterscheiden sich die beiden Abschnitte des Eileiters makroskopisch in keiner Weise voneinander, weder durch die Färbung noch durch die Dicke.

Bei jungen Tritonen, die überhaupt noch nicht gelegt haben und auch noch nicht geschlechtsreif sind, verläuft der Eileiter in seiner ganzen Ausdehnung vollkommen gerade, sein Querdurchmesser ist äusserst gering, er beträgt 0,3—0,5 mm. Beim Eintritt der Geschlechtsreife verdickt sich dann der Eileiter gleichmässig in allen Abschnitten und legt sich in seinem Tubenteil zugleich in die oben beschriebenen Windungen. Sein

Durchmesser schwankt von dieser Zeit ab etwas, je nach der Jahreszeit, er ist am kleinsten unmittelbar nach der Eiablage, wo er z. B. bei Molge alpestris nur 0,8—1,0 mm beträgt, nimmt dann bis zum Herbst und Frühjahr langsam zu, bis zu 1,5 mm und verringert sich während der Laichzeit wieder.

Auf Querschnitten zeigt der Eileiter folgenden Bau: Stets lassen sich deutlich drei Schichten unterscheiden: eine innerste, die von einschichtigen Zylinderepithelzellen gebildet wird und eine äussere doppelte Muskelschicht, beide sind durch eine Schicht lockeren, sehr gefässreichen Bindegewebes, das Stratum proprium, voneinander getrennt. Die Muskellage lässt ihrerseits wieder eine Sonderung in zwei Schichten erkennen, eine innere, deren Fasern zirkulär, und eine äussere, deren Fasern longitudinal verlaufen. Letztere wird vom Peritonealüberzug bekleidet. Bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Molchen wird die innerste, faltenlose Epithelschicht, die ein ganz geringes Lumen umschliesst, durch eine einfache Lage von zylindrischen Zellen mit relativ sehr grossem Kern gebildet, das Protoplasma dieser Zellen ist äusserst gering, so dass die Kerne im Schnitt sehr dicht beieinander liegen. Die Muskelschicht ist sehr dünn, im Uterus sowohl als in der Tube gleich stark entwickelt. Auch die Epithelschicht zeigt in beiden Abschnitten des Eileiters keine Unterschiede.

Nach Eintritt der Geschlechtsreife wird in den Epithelzellen jeweils während des Sommers und Herbstes eine grosse Menge von Schleim in Gestalt kleiner, stark lichtbrechender Kügelchen gebildet, wodurch die Zellen im ganzen wesentlich vergrössert werden, auf das Vielfache ihres früheren Volumens. Infolge dieser Schleimanhäufung wird der Kern an die Wand, zumeist aber an den Boden der Zelle gedrückt. Als Folge dieser Zellvergrösserung ergibt sich dann auch eine sehr beträchtliche Vergrösserung der gesamten Schleimhautoberfläche. Die Mukosa bildet nunmehr zahlreiche, meist 10—16 in der Längs-

richtung des Eileiters verlaufende Falten, die stark kammartig in das nunmehr beträchtlich erweiterte Lumen vorspringen (Taf. 12/13, Abb. 1 u. 2). Hand in Hand damit geht auch eine Vermehrung der Elemente der Muskelschicht, diese gewinnt besonders in ihrem inneren ringfaserigen Teil an Dicke. Während aber die Schleimhaut in allen Teilen des Oviduktes ganz gleichen Bau zeigt, erscheint die Muskelschicht im Uterusabschnitt etwas dicker als im Tubenabschnitt.

Nach erfolgter Eiablage ist der in den Epithelzellen gebildete Schleim zum allergrössten Teil ausgestossen, die Schleimhaut hat ihr Gesamtvolumen und damit auch ihre Oberfläche verringert, ihre Zellen zeigen wieder verhältnismässig wenig Protoplasma, ihre Falten springen nicht mehr so weit in das Lumen vor (Taf. 12/13, Abb. 3). Die Muskelschicht zieht sich etwas zusammen, vielleicht erfahren auch ihre Elemente eine gewisse Rückbildung, die innere zirkuläre Lage erscheint nunmehr in allen Abschnitten des Eileiters als abgeschlossene Ringschicht, die Längsfasern liegen locker, durch weitmaschiges Bindegewebe voneinander getrennt. Auch jetzt noch ist die allerdings sehr unbedeutende Verdickung der Muskelschicht in der Wand des Uterus gegenüber dem Tubenteil zu erkennen.

Offenbar dient die Muskulatur des Uterus dazu, um die Eier, welche durch die im ganzen Eileiter angehäufte Gallerthülle vergrössert sind, zu gebären. Entsprechend der geringen Grösse und weichen Beschaffenheit der Eier sind jedoch die hierzu erforderlichen Kräfte keine sehr beträchtlichen, es genügt eine relativ sehr schwach entwickelte Muskelwand. Da jeweils auch nur ein Ei den Uterus passiert, so findet auch keine Erweiterung des Lumens gegenüber dem der Tube statt. In dieser erfordert die Fortbewegung der Eier, die wohl in erster Linie durch den Flimmerbesatz des Epithels besorgt wird, jedoch noch weniger Kraft und dementsprechend ist hier die

Muskulatur noch schwächer ausgebildet. Der Unterschied in der Entwickelung der Muskulatur in beiden Abschnitten ist aber sehr unbedeutend, die Schleimhaut und die Weite des Lumens sind hier wie dort völlig gleich gebaut. Der anatomische Bau des Eileiters bei den Tritonen findet also in den physiologischen Vorgängen seine Erklärung. Im Anfangsteil zur Weiterbeförderung der Eier Flimmerepithel und schwache Muskulatur, im Endteil Flimmerepithel und etwas stärkere Muskulatur, im ganzen Eileiter findet Absonderung von Schleim zur Bildung der Gallerthülle der Eier statt.

B. Bau des Eileiters bei lebendiggebärenden Salamandern.

1. Salamandra atra.

Wesentlich anders liegen dagegen die Verhältnisse beim lebendig gebärenden Alpensalamander (Salamandra atra). Eröffnet man hier bei einem ausgewachsenen, nicht trächtigen Weibchen die Bauchhöhle, so erblickt man nach Entfernung des meist stark gefüllten Darmes die beiden Eileiter auch in beiden Seiten der Bauchhöhle. Der Tubenteil hat eine Dicke von 1—1,5 mm und ist ebenfalls stark geschlängelt wie bei den Molchen. Dagegen ist der Uterus schon makroskopisch deutlich erkennbar, er stellt den scharf gegen den übrigen Eileiter abgesetzten, spindelförmig verdickten Endabschnitt dar, dessen Länge 10—20 mm, dessen Dicke 3—4 mm beträgt. Bei Salamandra atra besteht also schon makroskopisch ein ganz erheblicher Unterschied zwischen Uterus und Tube, der sich im mikroskopischen Bild noch deutlicher zeigt.

Der proximale Teil des Eileiters zeigt nämlich (Taf. 12/13, Abb. 4) auf dem Querschnitt ungefähr das nämliche Bild wie bei Tritonen, stark gefaltete Schleimhaut, die Falten springen in der Längsrichtung, je nach der Jahreszeit, mehr oder weniger

kammartig vor. Die Elemente der Schleimhaut sind grosse zylindrische, mit Schleimkügelchen beladene Zellen, deren Kern oft wandständig ist, sich aber meist am Boden der Zellen befindet. Die Tunica propria ist locker und gefässreich, die Muskularis sehr dünn, deutlich erkennbar ist an ihr fast nur die innere, zirkuläre Schicht, während sich Längsmuskelfasern nur ganz vereinzelt nachweisen lassen. Die Gesamtdicke der Muskelschicht beträgt etwa 20—40 μ.

Ein völlig anderes Bild bietet dagegen ein Querschnitt durch den distalen Teil, den Uterus (Taf. 12/13, Abb. 5). Zunächst fällt hier wie schon makroskopisch die erhebliche Dicke des ganzen Organes auf, der Querschnitt ist auch nicht kreisrund wie im Tubenteil, sondern oval, in dorsoventraler Richtung etwas abgeplattet. Die Schleimhaut zeigt unendlich zahlreiche Falten, die jedoch in der Hauptsache nicht in der Längsrichtung, sondern in allen verschiedenen Richtungen verlaufen, die Falten sind bald länger, bald kürzer und besitzen zum Teil zotten- und keulenförmige Gestalt, da das Stratum proprium in der Basis der Falte spärlicher entwickelt ist als in ihrer Spitze. Das Epithel der Schleimhaut besteht aus einer einfachen Schicht zylindrischer Zellen mit sehr grossem Kern und kleinem Protoplasmaleib, in dem sich keinerlei Schleimansammlung findet. Die Vergrösserung der Schleimhautoberfläche beruht hier also offenbar auf einer Vermehrung der Zahl der Zellelemente, nicht aber auf einer Vergrösserung des Volumens durch Anhäufung von Schleim, wie dies in der Tube der Fall ist. Die Tunica propria ist sehr locker und äusserst reich an Blutgefässen. Ungeheuer kräftig ist die Muskelwand entwickelt und zwar sowohl in ihrer inneren als auch in ihrer äusseren Schicht, die beide sehr deutlich ausgeprägt und auch gut voneinander abgesetzt sind. Die Längsschicht erscheint etwas lockerer als die Ringschicht und lässt auch mehr Blutgefässe erkennen. Die Gesamtdicke der Muskelschicht beträgt 250 bis

500 μ, demnach etwa das Zehn- bis Fünfzehnfache der gleichen Schicht im Tubenteile.

Die physiologischen Vorgänge finden also auch bei Salamandra atra ihre Bestätigung in den anatomischen Verhältnissen. Im Tubenteil des Eileiters werden die Eier mit einer schwachen Gallerthülle versehen, die Fortbewegung geschieht hier leicht durch die Flimmern des Epithels und den Druck der schwachen Muskulatur. Im Uterus sammeln sich sodann die Eier an, eines von ihnen wird befruchtet und durchläuft seine ganze Entwickelung bis zum fertig ausgebildeten, etwa 50 mm langen Tier im Mutterleib. Diese Verhältnisse bedingen selbstverständlich eine enorme Ausdehnung der Wand des Uterus. Der Schleimhaut fällt hier, wie W i e d e r s h e i m (1890) nachweisen konnte, die Aufgabe zu, die nötige Nahrung für den Embryo in Gestalt von austretendem Blut zu liefern, nachdem die in den Eiern enthaltenen Reservestoffe aufgebraucht sind. Sie hat aber die Fähigkeit der Schleimabsonderung verloren, diese ist ja auch nicht nötig, da die Eier ja nicht abgelegt werden und deshalb auch eigentlich gar keiner Gallerthülle bedürfen. Zur Geburt eines so grossen Tieres mit gut entwickeltem Knochengerüst sind dann schliesslich nicht unerhebliche Kräfte notwendig und diese leistet die gut entwickelte Muskelschicht.

Diese Unterschiede in den beiden Abschnitten des Eileiters bilden sich jedoch nicht erst beim ausgewachsenen Tier, etwa als Folge der Trächtigkeit aus, es wäre ja immerhin denkbar, dass die starke Ausdehnung des untersten Eileiterabschnittes erst die Verdickung der Muskulatur und die Veränderung der Schleimhaut gewissermassen als Reaktion nach sich zöge, sondern sie sind schon bei jungen Individuen, die noch nicht geboren haben, vorhanden. Schon bei 6—8 cm langen Weibchen des Alpensalamanders, die noch völlig unentwickelte Ovarien besitzen und erst nach Beendigung des Wachstums, also in

2—3 Jahren, geschlechtsreif werden, machen sich ganz erhebliche Unterschiede zwischen Tube und Uterus geltend. In der Tube (Taf. 12/13, Abb. 6) findet sich eine aus zylindrischen grosskernigen Zellen bestehende Epithelschicht, die von einem sehr dünnen Stratum proprium und einer äusserst gering entwickelten Muskularis umgeben ist. Die Ringmuskelschicht ist sehr schwach, die Längsmuskelschicht kaum angedeutet. Im Uterus dagegen liegen die Verhältnisse ganz anders (Taf. 12/13, Abb. 7). Die Schleimhaut zeigt den gleichen Bau wie in der Tube. Ebenso das Stratum proprium. Doch macht sich hier bereits die grössere Weite des Lumens und die stärkere Faltung der Schleimhaut geltend. Sehr beträchtlich ist dagegen die Entwickelung der Muskulatur, sie umschliesst die Submukosa in zwei mächtigen, deutlich unterscheidbaren Schichten, welche die Muskelwand des Tubenteiles an Dicke um das Sechs- bis Achtfache übertreffen.

Die Unterschiede im Bau der Gebärmutter und der Tube sind also bei Salamandra atra angeboren, ererbt, und nicht erst jeweils während des individuellen Lebens als Folge der Trächtigkeit erworben.

2. Salamandra maculosa.

Eine gewisse Mittelstellung zwischen den Tritonen und Salamandra atra nimmt Salamandra maculosa in Hinsicht auf die Art und Weise der Fortpflanzung ein. Bei ihm gelangen eine grössere Anzahl von Eiern, meist 5—25, zuweilen auch mehr, in den Uterus und entwickeln sich dort zum grössten Teil, einzelne unbefruchtete Eier werden fast stets gefunden, zu kiementragenden Larven, die ins Wasser abgesetzt werden, wenn sie die Eihülle bereits verlassen und eine Gesamtlänge von 25 mm erlangt haben. Die Trächtigkeitsdauer ist hier zwar nicht solange wie bei Salamandra atra, beträgt aber immerhin 6—8 Monate. Während dieser Zeit ist die Wand des Uterus

sehr beträchtlich ausgedehnt. Zur Geburt der Jungen sind zwar nicht so bedeutende Kräfte wie beim Alpensalamander erforderlich, immerhin aber erheischt doch die Ablage von 25 mm langen Larven mehr Anstrengung als die von weichen, wesentlich kleineren Eiern.

Bei Salamandra maculosa lassen sich dementsprechend ebenfalls schon makroskopisch auch bei nicht trächtigen Weibchen zwei Abschnitte des Eileiters unterscheiden, die Tube, welche einen Durchmesser von 1,2—2,0 mm besitzt und in der gleichen Weise geschlängelt verläuft wie bei Molchen, und der Uterus. Dieser stellt den 15—30 mm langen, etwa 3—4 mm dicken Endabschnitt des Eileiters dar, er erscheint jedoch nicht so scharf gegen den Tubenteil abgesetzt wie beim Alpensalamander, sondern geht, sich allmählich verjüngend, in ihn über. Er erscheint meist leicht in dorsoventraler Richtung abgeplattet und häufig, besonders in den ersten Wochen nach der Geburt, nicht ganz gerade, sondern etwas geschlängelt.

Die Unterschiede zwischen den beiden Abschnitten des Oviduktes treten auch beim Feuersalamander im mikroskopischen Bild wieder besonders deutlich zutage. Als Grundlage der Beschreibung und Abbildung soll diesmal der Eileiter eines Tieres dienen, das erst drei Monate nach der Ablage der Jungen getötet wurde und bis zu dieser Zeit in der Gefangenschaft bei sehr mässiger Ernährung gelebt hatte. Die geringe Nahrungszufuhr musste ja wohl die Rückbildungsvorgänge günstig beeinflussen, und aus diesem Grunde wurde ein gefangen gehaltenes Weibchen gewählt. Im Freileben tritt ja auch meist bald nach der Geburt erneute Trächtigkeit und damit erneute Ausdehnung der Uteruswand ein, und es hält deshalb äusserst schwer, ein Tier zu bekommen, das längere Zeit nicht trächtig war, bei dem also die Spuren der letzten Trächtigkeit schon verwischt sind.

Der Tubenteil (Taf. 14/15, Abb. 10) zeigt sehr starke Faltung

der Mukosa, die Falten verlaufen alle in der Längsrichtung und springen kammartig in das Lumen vor. Die Elemente der Schleimhaut bestehen aus einer einfachen Schicht zylindrischer Zellen mit grossem Kern. Schleimanhäufung findet sich nur in den Zellen, welche in den Furchen zwischen zwei Schleimhautleisten liegen; hier kommt es auch zur Bildung einfacher, richtiger tubulöser Drüsen. Auf der Höhe der Schleimhautkämme ist der Protoplasmaleib klein, die Zellen verhalten sich hier genau so wie bei jugendlichen Tieren, die noch nicht geschlechtsreif sind, offenbar als Folge der starken Rückbildungen während der dreimonatlichen Gefangenschaft. Eine Folge dieser Rückbildungserscheinungen ist wohl auch die relativ ziemlich beträchtliche Weite des Tubenlumens. Während des Gefangenlebens erfuhren auch die Ovarien ganz erhebliche Rückbildungen, der Dotter der grösseren Follikel war in der Hauptsache resorbiert, die meisten Follikel befanden sich in Atresie, eine erneute Schwangerschaft wäre also in absehbarer Zeit nicht eingetreten. Diese Degenerationserscheinungen waren ganz ähnlich denen, die ich früher (1918) bei Hühnern beschrieben habe.

Bei kurz nach der Geburt, vor der neuen Trächtigkeit untersuchten Feuersalamanderweibchen zeigen alle Zellen des proximalen Eileiterteiles starke Schleimansammlung, die Tube bietet hier so ziemlich das gleiche Bild wie bei Tritonen und bei Salamandra atra, abgesehen von den tubulösen Drüsen, die sich nur bei Salamandra maculosa nachweisen lassen. Das Stratum proprium ist im Tubenteil sehr locker, aber nicht übermässig reich an Blutgefässen. Die Muskularis ist schwach ausgebildet, sie besteht aus einer deutlichen, sehr dünnen inneren Ringschicht und vereinzelten äusseren Längsmuskelfasern.

Im Uterus dagegen, an dem vor allem, wie schon makroskopisch, die beträchtliche Gesamtdicke auffällt, besteht die

Schleimhaut durchwegs nur aus einer einfachen Lage zylindrischer Zellen mit grossem längsovalem Kern und sehr kleinem Protoplasmaleib. Schleimansammlung findet sich hier nirgends, auch nicht in den in den tiefen Buchten zwischen den Schleimhautfalten gelegenen Zellen. Die Falten durchziehen die Innenwand nach allen Richtungen, allerdings in der Hauptsache mehr in der Längsrichtung und bilden zum Teil auch zottenförmige Vorragungen. Die tubulösen Schleimdrüsen fehlen im Uterus vollkommen. Die Tunica propria ist locker und äusserst reich an zum Teil sehr weiten Blutgefässen. Die Muskularis ist ganz ungeheuer stark entwickelt, ihre Dicke beträgt an einzelnen Stellen bis zu 1 mm (Taf. 14/15, Abb. 11). Deutlich lassen sich die beiden Schichten unterscheiden, die innere ist fester und mächtiger, die äussere lockerer, aber auch reicher an Blutgefässen.

Auch beim Feuersalamander sind aber diese erheblichen Unterschiede im Bau der Wand der beiden Eileiterabschnitte nicht erworbene Eigenschaften, nicht die Folge der Trächtigkeit, sondern sie sind ebenfalls schon sehr deutlich bei ganz jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren zu erkennen. Bei einem zweijährigen Weibchen von 9 cm Nasen-Schwanzspitzen-Länge, welches zur Beendigung seines Wachstums, das sich im ganzen auf vier Jahre erstreckt, noch zwei Jahre benötigt hätte, zeigt der Tubenteil des Eileiters (Taf. 12/13, Abb. 8) eine äusserst dünne Muskelwand, welche die Tunica propria und mucosa umschliesst. Diese letztere besteht aus einer Lage ziemlich grosser zylindrischer Zellen, in welchen schon etwas Schleim angesammelt ist. Im Gegensatz dazu erscheinen die Zellen der Mukosa des Uterus (Taf. 12/13, Abb. 9) wesentlich kleiner, kaum halb so gross, in ihnen findet keine Absonderung von Schleim statt. Das Volumen des Uterus aber ist auch hier schon beträchtlich grösser als das der Tube, den wesentlichsten Unterschied bietet jedoch auch hier die Muskelschicht, welche

sehr stark entwickelt ist und eine Mächtigkeit von 0,4—0,5 mm besitzt. Ihre beiden Schichten sind deutlich zu erkennen. Die Unterschiede zwischen Uterus und Tube sind selbst bei so kleinen Tieren wie bei dem zuletzt beschriebenen schon so beträchtlich, dass sie auch makroskopisch deutlich in die Augen fallen, der Uterus erscheint als spindelförmige Auftreibung des Endabschnittes des Eileiters mehr als doppelt so dick als der Tubenteil.

Bei Salamandra maculosa zeigen also die Eileiter im grossen und ganzen den nämlichen Bau wie bei Salamandra atra, bei beiden Arten findet nur im proximalen, dem eigentlichen Tubenteil Absonderung von Schleim statt, während der distale Teil zum Uterus umgebildet ist und sich als solcher in erster Linie durch die starke Ausbildung der Muskulatur, sein weites Lumen und auch durch die Unterschiede der Schleimhaut unterscheidet. Im Gegensatz dazu können wir bei den eilegenden Urodelen, den Molchen, von einem eigentlichen Uterus gar nicht reden, der Endteil des Eileiters unterscheidet sich bei ihnen nur durch den geraden Verlauf und die ganz unerheblich stärkere Entwickelung der Muskulatur, vielleicht auch durch ein etwas weiteres Lumen von dem proximalen Tubenteil, die Unterschiede stehen jedoch in keinem Vergleich zu den analogen Bildungen bei Salamandern. Ein eigentlicher Uterus ist bei Tritonen ja auch gar nicht notwendig, da die Eier ja einzeln abgelegt werden und in keinem Teil des Eileiters länger verweilen.

Die erheblichen Unterschiede im anatomischen Bau der Eileiter bei urodelen Amphibien, auf die als erster wohl Spengel (1876) hingewiesen hat, bieten uns also die Möglichkeit, durch anatomische Untersuchungen die Frage zu entscheiden, ob eine Art zu den eilegenden oder zu den lebendig gebärenden Amphibien gehört, oder wenigstens ob bei ihr die Eier längere Zeit vor der Ablage im Endabschnitt des Eileiters verweilen.

IV. Biologische Beobachtungen an freilebenden Olmen.

Meine am Proteus ausgeführten Untersuchungen galten in erster Linie der Ei- und Samenentwickelung, die diesbezüglichen Befunde werden an anderer Stelle mitgeteilt werden. Ich unterzog jedoch auch die keimleitenden Organe aller weiblichen Tiere einer genauen Prüfung und richtete dabei mein Augenmerk hauptsächlich auf den Endabschnitt des Eileiters, um gegebenenfalls die fragliche, von Hyrtl (1850) beschriebene Drüse aufzufinden. Stets wurden jedoch auch mehrere Schnitte durch die proximalen Eileiterteile angefertigt. Das Ergebnis dieser Untersuchungen soll im folgenden mitgeteilt werden, es werden jedoch noch einige biologische Beobachtungen vorausgeschickt, die vielleicht auch geeignet sind, einiges Licht auf die Fortpflanzungstätigkeit zu werfen.

Unter den 45 frisch gefangenen Tieren, die nach Geschlecht, Körpergrösse und dem Zustande der Keimdrüsen in der beifolgenden Tabelle zusammengestellt sind, befanden sich 28 Männchen und 17 Weibchen. Das starke Überwiegen der ersteren mag wohl auf Zufall beruhen. (Die Körperlänge von der Nasenspitze zur Schwanzspitze wurde stets erst an den konservierten Tieren gemessen und auf 0,5 cm nach oben hin abgerundet.) Das kleinste Tier war ein Weibchen von 11,5 cm Länge. Nach Aussage der Olmjäger werden manchmal auch wesentlich kleinere Proteen erbeutet, angeblich von nur 4 bis 6 cm Länge, doch müssen wir solche Angaben, solange sie nicht durch bestimmte Zahlen belegt sind, mit grösster Vorsicht aufnehmen. Dieses kleinste Tier entspricht in seiner Körperlänge ungefähr den neugeborenen Olmen Kammerers. Die beiden grössten Tiere waren ein Männchen (Nr. 28) mit 25,5 cm und ein Weibchen (Nr. 7) mit 26,0 cm Körperlänge. Zwischen diesen Massen waren alle Körpergrössen vorhanden, in der Hauptsache allerdings Tiere von über 15 cm Länge und

Nr.	Geschlecht	Grösse	Geschlechtsdrüsen
1	männlich	19,0 cm	in Ruhezustand
2	"	19,5 cm	" "
3	weiblich	22,0 cm	" "
4	männlich	24,0 cm	" "
5	"	23,0 cm	" "
6	weiblich	14,0 cm	" "
7	"	26,0 cm	teilweise entwickelt, grösster Follikel 0,7 mm
8	männlich	16,0 cm	in Ruhezustand
9	"	15,0 cm	" "
10	"	18,0 cm	" "
11	weiblich	21,0 cm	" "
12	"	15,0 cm	" "
13	"	21,0 cm	" "
14	"	18,0 cm	" "
15	männlich	18,0 cm	" "
16	weiblich	22,0 cm	" "
17	männlich	16,5 cm	" "
18	"	19,0 cm	teilweise entwickelt, Spermatozyten II. Ordnung
19	weiblich	14,5 cm	in Ruhezustand
20	"	21,5 cm	sehr gut entwickelt, grösster Follikel 2,8 mm
21	"	15,0 cm	in Ruhezustand
22	"	11,5 cm	" "
23	männlich	15,0 cm	" "
24	"	13,0 cm	" "
25	weiblich	19,5 cm	" "
26	männlich	18,5 cm	" "
27	weiblich	17,0 cm	" "
28	männlich	25,5 cm	vollkommen entwickelt, reife Spermatozoen

Nr.	Geschlecht	Grösse	Geschlechtsdrüsen
29	männlich	22,0 cm	in Ruhezustand
30	"	20,0 cm	teilweise entwickelt, Spermatozyten I. Ordnung.
31	weiblich	23,0 cm	teilweise entwickelt, grösster Follikel 0,6 mm
32	männlich	22,0 cm	teilweise entwickelt, Spermatozyten I. Ordnung
33	"	20,5 cm	in Ruhezustand
34	"	20,0 cm	" "
35	"	18,5 cm	" "
36	weiblich	24,0 cm	teilweise entwickelt, grösster Follikel 0,6 mm
37	männlich	20,0 cm	in Ruhezustand
38	"	17,0 cm	" "
39	"	19,5 cm	" "
40	"	24,0 cm	" "
41	"	23,0 cm	" "
42	"	23,5 cm	" "
43	weiblich	23,5 cm	teilweise entwickelt, grösster Follikel 0,7 mm
44	männlich	24,5 cm	in Ruhezustand
45	"	17,5 cm	" "

erst nach Anwendung eines kleineren Netzes zum Fange, und nachdem ich ausdrücklich auch kleinere Tiere verlangt hatte, bekam ich solche von geringerer Grösse. Wir können wohl einen Olm von 19 cm Gesamtlänge und darüber als ausgewachsen und fortpflanzungsfähig betrachten, das Tier, das bei Nusbaum gebar, hatte 19,5 cm Länge, und auch ich fand einen Olm von 19 cm Länge (Nr. 18) mit teilweise entwickelten Geschlechtsdrüsen.

Die Hoden aller gefangenen Olme zeigten im allgemeinen

ganz gleiche Beschaffenheit. Makroskopisch erschienen sie als feine, 22—38 mm lange und 0,2—0,6 mm dicke, gelblich-weisse fadenförmige Gebilde. Mikroskopisch liessen sich in ihnen nur Spermatogonien, zum Teil in Degeneration begriffen, und ganz vereinzelte Spermatogonienteilungen nachweisen. Die Hoden waren also alle unentwickelt, beziehungsweise befanden sich in einer Periode der Ruhe, nicht aber der Geschlechtstätigkeit. Eine Ausnahme bildeten nur die Hoden von vier weiter unten näher zu beschreibenden Tieren.

Ein ganz ähnliches Bild boten die Ovarien der Weibchen, die auch grösstenteils unentwickelt waren. Sie stellten gelblich-weisse, 30—40 mm lange, 0,3—0,6 mm dicke und 1—2 mm breite fadenförmige Gebilde dar, an denen mit freiem Auge nicht, wohl aber bei Lupenvergrösserung kleine Follikel erkennbar waren. Mikroskopisch waren Follikel in allen Entwickelungsstadien bis zu einer Grösse von ungefähr 300 μ Durchmesser nachweisbar, daneben massenhaft Oogonien und vereinzelte Oogonienteilungen. Die Ovarien der vier grössten Weibchen (Nr. 7, 31, 36 und 43) besassen eine Länge von 36—42 mm, eine Dicke von 1,5—3 mm und eine Breite von 3,5—4 mm; sie zeigten ein mehr glasiges Aussehen, die grössten Follikel waren schon makroskopisch deutlich erkennbar und hatten einen Durchmesser von 0,6—0,7 mm. Grössere Follikel fanden sich nur bei dem Weibchen Nr. 20.

In bezug auf ihre Färbung boten die Olme im allgemeinen nichts Besonderes, sie waren alle, die Männchen sowohl als auch die Weibchen, vollkommen pigmentfrei, blass. Eine gewisse Zeichnung in der Art, wie sie Bedriaga (1897) beschreibt, war jedoch stets zu erkennen. Auch die von diesem Forscher angeführten äusseren Geschlechtsunterschiede waren mehr oder weniger stark ausgeprägt. Unter den Männchen fielen jedoch vier (Nr. 18, 28, 30, 32) durch ihre besondere Zeichnung auf. Ihre Haut erschien im ganzen sehr stark hyperämisch

und sonderte schon bei der geringsten Berührung sehr grosse Mengen von Schleim ab. Die Tiere befanden sich durchwegs in sehr gutem Ernährungszustand, ihr Leib war leicht aufgetrieben und nicht seitlich zusammengedrückt. Die Schwanzflossen waren sehr breit, am Ende ziemlich stumpf abgerundet und besassen einen sehr gut entwickelten, leicht gekräuselten Flossensaum, der stellenweise etwas zerfetzt erschien. An beiden Seiten des Schwanzes zeigte die Haut mehr oder weniger deutlich je eine in der Längsrichtung verlaufende Reihe von zarten, leicht rosa gefärbten, eben noch erkenntlichen Punkten, deren jeder einen Durchmesser von etwa 6—7 mm besass. Die auffallendsten Unterschiede gegenüber anderen Männchen waren an den Kloakenrändern zu erkennen. Diese waren sehr stark angeschwollen, so dass die ganze Kloake fast zapfenförmig vorstand, und dunkelrot gefärbt. Zweifellos handelte es sich bei diesen vier Männchen um brünstige Tiere, am stärksten zeigte alle die eben geschilderten Erscheinungen der grösste von ihnen, Olm Nr. 28.

Den äusseren Befunden entsprach auch der Zustand der Geschlechtsdrüsen, diese befanden sich nämlich nicht wie bei allen übrigen Tieren im Zustand der Ruhe, sondern zeigten mehr oder weniger weit vorgeschrittene Entwickelung. Bei Olm Nr. 18 erschien der rechte Hoden an seinem kranialen Pol keulenförmig aufgetrieben, sein Durchmesser betrug hier 3,8 mm, wogegen der übrige Teil nur einen Durchmesser von 0,8 mm besass. Der linke Hoden erschien an vier Stellen spindelförmig aufgetrieben, bis zu einer Dicke von 3,6 mm, und bot so ein Bild ähnlich den an griechischen Tempeln befindlichen Eierstäben. Mikroskopisch zeigten die nicht verdickten Teile das gleiche Bild wie die Hoden der übrigen Tiere, nur wenige, grösstenteils in Rückbildung begriffene Spermatogonienteilungen und massenhafte Spermatozyten erster Ordnung.

Bei Olm Nr. 30 erschienen beide Hoden an ihrem proximalen Ende keulenförmig aufgetrieben, ihr Durchmesser betrug hier rechts 4,2 mm, links 3,9 mm, auf dem mikroskopischen Schnitt war auch bei ihnen die beginnende Spermatozytenbildung zu erkennen.

Bei Olm Nr. 32 war der linke Hoden am proximalen Ende gleichfalls kolbig verdickt und besass hier einen Durchmesser von 4 mm, in seinen übrigen Teilen dagegen nur bis zu 1 mm, der rechte Hoden war gleichfalls am proximalen Ende kolbig verdickt, zeigte jedoch auch in seiner Mitte eine spindelförmige Auftreibung.

Am weitesten in der Entwickelung vorgeschritten waren die Hoden von Olm Nr. 28. Sie erschienen beide als grauweissliche, etwas glasig aussehende Gebilde von leicht spindelförmiger Gestalt, die Länge des rechten betrug 38 mm, die des linken 34 mm, die Dicke in der Mitte des Organes rechts 7,0 mm, links 6,3 mm. Das kraniale Ende war stumpf, fast halbkugelförmig, das kaudale Ende lief gleichmässig fast spitz aus. Am kranialen Ende des rechten Hodens befand sich noch ein kleines, kugelförmiges Gebilde von 5 mm Durchmesser, ein akzessorischer Hoden, wie er ja auch bei Salamandern sehr häufig ist. Die ventrale Seite der Hoden war glatt, gleichmässig gerundet, an der dorsalen Seite verlief in der Längsrichtung über das ganze Gebilde eine ziemlich tiefe, durch gefässreiches Bindegewebe gefüllte Furche, wodurch der Hoden nach seiner Loslösung von umgebendem Gewebe in seiner Form stark an einen Dattelkern erinnerte. Bei der mikroskopischen Untersuchung fanden sich in dem kaudalen Teil der Hoden Spermatogonien, in den mittleren Abschnitten Spermatogonienteilungen, dann Spermatozyten, Spermatozytenteilungen und in der kranialen Hälfte Spermatozoen in allen Entwickelungsstadien, darunter auch sehr viele reife. Solche fanden sich auch massenhaft in den Ausführungsgängen der Hoden.

Dieses vollkommen geschlechtsreife, zweifellos brünstige Männchen wurde an der gleichen Grottenstelle, unmittelbar nach dem ebenfalls brünstigen Weibchen Nr. 20 gefangen, es handelte sich bei den beiden Tieren augenscheinlich um ein kurz vor der Begattung stehendes Pärchen.

Das Weibchen (Nr. 20) hatte eine Länge von 21,5 cm, auch es besass stark hyperämische Haut, die bei Berührung massenhaft Schleim absonderte, auch die oben beschriebenen rosafarbigen Tupfen an beiden Seiten des Schwanzes waren erkennbar. Der Schwanz selbst war ziemlich spitz und zeigte sehr breiten, unversehrten Flossensaum. Die Kloakenränder waren gerötet, sprangen jedoch lange nicht so stark vor wie bei den Männchen, eine Erscheinung, die man auch sonst bei den Amphibien beobachten kann. Durch die Bauchdecken schimmerten deutlich die beiden Ovarien mit ihren gelblichen, etwa hanfkorngrossen Follikeln durch. Nach der Eröffnung der Bauchhöhle zeigte es sich auch, dass die Ovarien in der Entwickelung sehr weit fortgeschritten waren. In jeden von ihnen befanden sich neben zahlreichen kleineren, etwa 30 mit hellgelbem Dotter beladene Follikel von 2—2,8 mm Durchmesser, der Kern befand sich in einigen von ihnen schon auf der Wanderung von der Mitte des Follikels nach der Oberfläche. Auf die Beschaffenheit der Eileiter komme ich im nächsten Abschnitt zu sprechen. Offenbar stand dieses Weibchen unmittelbar vor der Eiablage.

Die Dottergrösse des abgelegten Olmeies beträgt zwar nach v. Chauvin und Zeller ungefähr 4 mm, nach Kammerer jedoch nur 3 mm, sie unterliegt bei Proteus offenbar wie bei allen anderen Tieren ziemlich beträchtlichen individuellen Verschiedenheiten. Da wir es in diesem Fall mit einem relativ kleinen Weibchen zu tun hatten, so war die geringe Grösse der Eier, die ja übrigens in den letzten Tagen vor der Ablage noch hätte zunehmen können, nicht weiter verwunderlich.

Bedriaga (1897) gibt für die Fortpflanzungszeit der Olme das Frühjahr, Ende April bis Anfang Mai an, und die meisten Beobachtungen an gefangenen Tieren bestätigen diese Anschauung. Von einigen Forschern wird jedoch noch eine zweite Brunstperiode im Herbst angenommen, hauptsächlich von Kammerer (1912) auf Grund der Erfahrungen an seinen in Wien gehaltenen Tieren. Meine Befunde bestätigen wohl im grossen und ganzen die Annahme Bedriagas, doch fällt es entschieden auf, dass unter den zahlreichen vollkommen ausgewachsenen Olmen, die alle während dieser angenommenen Fortpflanzungszeit gefangen wurden, und in meinen Besitz gelangten nur 5, sowohl nach den äusseren Merkmalen als auch nach dem Zustand der Keimdrüsen wirklich brünstig waren, alle anderen zeigten vollkommen unentwickelte oder wie die Weibchen 7, 31, 36 und 43 nur wenig entwickelte Keimdrüsen, die sicherlich, nach den Erfahrungen an anderen Reptilien zu schliessen, erst nach Monaten zur Ablage reif gewesen wären. Wenn wir dagegen irgend eine andere Tierart während der Fortpflanzungszeit untersuchen, so finden wir bei allen ausgewachsenen Exemplaren voll entwickelte Keimdrüsen, wie sich ja überhaupt die Funktion der Geschlechtszellen bei allen anderen Tieren, besonders aber bei den Urodelen in sehr gleichmässigen Bahnen abspielt, so dass immer alle zur nämlichen Zeit erbeuteten gleichaltrigen Stücke auch in bezug auf die Entwickelung der Keimdrüsen gleich sind. Finden wir aber während der Brunstzeit bei einem ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tier unentwickelte Geschlechtsdrüsen, so dürfen wir sicher annehmen, dass irgend eine Erkrankung oder ein anderer äusserer Umstand die Schuld daran trägt. Beim Olm ist dies offenbar anders, und wir müssen deshalb wohl annehmen, dass die übrigen in meinen Besitz gelangten ausgewachsenen Tiere erst im Herbste brünstig geworden wären. Allem Anschein nach sind Olme während der Fortpflanzungszeit schwerer zu

erbeuten, vielleicht weil sie, wie dies wenigstens die Beobachtung an gefangenen Tieren bestätigen, während dieser Zeit lebhafter und scheuer sind als sonst, vielleicht auch weil sie verborgener leben.

Bei keinem der gefangenen Weibchen hatte ich weder Eier noch Junge in den Ovidukten gefunden, einen vollkommen einwandfreien Beweis für die Art der Fortpflanzung der Olme konnte ich also auch nicht erbringen. Deshalb untersuchte ich die Eileiter aller weiblichen Tiere mikroskopisch, um aus ihrem Bau die gewünschte Aufklärung zu erhalten.

V. Bau des Eileiters von Proteus anguineus.

Bei dem kleinsten der in meinen Besitz gelangten Weibchen, das eine Gesamtlänge von 11,5 cm besass, waren die Eileiter makroskopisch kaum von dem darunter liegenden Gewebe zu unterscheiden. Bei Betrachtung mit der Lupe erwiesen sie sich jedoch als gerade, in ihrem ganzen Verlauf gleichmässig dicke Stränge, die noch nicht so deutlich vom darunter liegenden Nierengewebe abgehoben sind, wie beim ausgewachsenen Tier. Auf dem Querschnitt im mikroskopischen Bild (Abb. 12 u. 13, Taf. 14/15) findet sich eine innerste Epithelschicht, gebildet von sehr grossen zylindrischen Zellen, die im kleinen Protoplasmaleib noch keinerlei Schleimanhäufungen zeigen. Die Tunica propria ist gering ausgebildet, die Muskularis besteht deutlich aus zwei Schichten, einer inneren stärkeren zirkulären und einer äusseren schwächeren longitudinalen. Irgendwelche Unterschiede sowohl in der Weite des Lumens als auch in der Dicke der Muskulatur zwischen dem eigentlichen Tubenteil und dem Uterus lassen sich nicht nachweisen. Der ganze distale Teil der beiden Eileiter wurde mit den Nieren und allen umgebenden Gewebspartien in Serienschnitte zerlegt, dabei konnte keinerlei zirkumskripte drüsige Bildung oder die Anlage

einer solchen nachgewiesen werden. Die Eileiter münden getrennt in der Kloake.

Bei grösseren Weibchen mit unentwickelten Ovarien, also bei allen weiblichen Olmen von 15 cm Gesamtlänge und darüber, sind die Eileiter schon makroskopisch ohne weiteres nach Eröffnung der Bauchhöhle und Entfernung des Darmes als etwa 1 mm dicke, in der Längsrichtung vollkommen gerade verlaufende Stränge erkennbar, deren distaler Uterusteil sich makroskopisch in keiner Weise von den proximalen Tubenabschnitten unterscheidet. Auf mikroskopischen Schnitten erscheint jedoch häufig im Uterus die Muskulatur etwas stärker, das Lumen etwas weiter als in der Tube. Die Unterschiede sind ungefähr so wie eingangs bei den Tritonen beschrieben. Am beträchtlichsten sind sie bei Olm Nr. 27, einem 17,0 cm grossen Weibchen mit vollkommen unentwickelten Ovarien, bei dem sich auch makroskopisch eine ganz unbedeutende Verdickung des untersten Eileiterabschnittes feststellen lässt.

Der Tubenteil (Taf. 14/15, Abb. 14) hat einen Durchmesser von etwa 0,8 mm, die Schleimhaut ist leicht gefaltet, ihre Falten springen als in der Längsrichtung verlaufende Leisten gegen das Lumen vor. Die Elemente der Schleimhaut bestehen aus einer einfachen Schicht grosser Zylinderzellen. Ihr Kern ist sehr gross, längsoval, der Protoplasmaleib im Verhältnis dazu äusserst klein. Anhäufung von Schleim findet sich nur in ganz vereinzelten Zellen, die bei der angewandten Färbung (Delafieldsches Hämatoxylin) als grosse, helle, in der Mukosa gelegene Blasen erscheinen. Bei Mucinfärbung stellen sie sich als dunkelrote Körner dar. Der Kern ist platt an die Wand oder den Boden der Zelle gedrückt. Die Tunica propria ist verhältnismässig dick, sehr locker und von zahlreichen, zum Teil sehr weiten Blutgefässen durchsetzt. Die Muskularis ist gut ausgebildet, sie besteht aus einer sehr gut entwickelten, festgeschlossenen inneren Ring- und einer wesentlich

lockereren äusseren Längsschicht, die ihrerseits von Peritonealepithel überkleidet wird.

Der Uterus des gleichen Tieres (Taf. 14/15, Abb. 15) hat einen Gesamtdurchmesser von 0,9 1,2 mm. Sein Lumen ist in diesem Falle etwas weiter als das der Tube, die Schleimhautfalten springen als längsverlaufende, kammartige Leisten deutlich gegen das Lumen vor. Das Epithel zeigt die gleiche Bauart wie in den proximalen Abschnitten, nur sind hier die grossen bläschenförmigen, mit Schleim beladenen Zellen wesentlich spärlicher vorhanden. Die Tunica propria ist gleichfalls locker und zeigt auch ihrerseits zahlreiche Blutgefässe, jedoch bedeutend weniger als die gleiche Schicht im proximalen Abschnitt. Die Muskularis ist von der nämlichen Dicke und Bauart wie dort, vielleicht erscheint jedoch die äussere Längsmuskelschicht im Uterus etwas lockerer. Der einzige Unterschied zwischen Tube und Uterus besteht also bei diesem Tier in dem etwas weiteren Lumen des Uterus. Er ist jedoch nicht grösser, als wir ihn manchmal auch bei Molchen finden.

Auch bei diesem Weibchen wurden die Nieren, Eileiter, sowie die ganze Kloakengegend in Serienschnitte zerlegt, um das etwaige Vorhandensein einer umschriebenen „H y r t l schen Drüse“ festzustellen. Es konnte jedoch im ganzen unteren Abschnitt des Eileiters, der in einer Länge von etwa 1 cm untersucht wurde, keine solche Drüse festgestellt werden. Beide Uteri zeigen auf allen Querschnitten das nämliche, eben beschriebene Bild; sie münden beide getrennt voneinander in die Kloake und zwar etwas ventralwärts von ihrer eigentlichen Verlaufsrichtung, ihr Ende bildet eine kleine blindsackförmige Ausstülpung vom gleichen Schleimhautbau wie die übrigen Abschnitte.

Zwischen der äusseren Längsmuskelschicht und dem Peritonealüberzug findet sich jedoch im untersten Teile des Uterus, an der ventralen, der Anheftungsstelle diametral gegen-

über liegenden Seite bei diesem, wie bei allen in der gleichen Weise untersuchten Weibchen eine bindegewebige Verdickung, die schon bei Lupenvergrösserung häufig deutlich als wulstige Vorwölbung zu erkennen ist. Sie besteht jedoch nicht aus Drüsengewebe, sondern lediglich aus sehr lockerem, an Blutgefässen und Fett reichem Bindegewebe. Diese Bildung, über deren Bedeutung ich nichts weiteres anzugeben vermag, ist auf Abbildung 15, noch deutlicher auf Abbildung 17 sehr gut erkennbar, es ist leicht möglich, dass Hyrtl bei nur makroskopischer Untersuchung eben diesen bindegewebigen Wulst für ein drüsiges Gebilde gehalten hat, das vielleicht äusserlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der fraglichen, bei Selachiern vorhandenen Drüse hat.

Völlig ausgeschlossen erscheint es dagegen wohl, dass Hyrtl die erst später von Siebold (1858) entdeckten Receptacula seminis der Urodelen für die fragliche Drüse gehalten hat. Diese bilden auch beim Olm zwei symmetrisch zu beiden Seiten der Medianlinie am distalen Rand der Kloake gelegene Gruppen von je 20—30 korkzieherartig gewundenen, mit Zylinderepithel ausgekleideten, blindsackförmigen Schläuchen, welche getrennt voneinander in der Kloake gegenüber der Öffnung der beiden Eileiter ausmünden. Die Verwechslung erscheint wohl schon aus dem Grunde ausgeschlossen, weil bei den Samentaschen kein unmittelbarer Zusammenhang mit dem Eileiter besteht. Selbst wenn Hyrtl also diese Gebilde gesehen hätte, so hätte er sie, falls ihre wahre Natur nicht durch den Inhalt gekennzeichnet worden wäre, niemals für eine Drüse halten können, die in Beziehung zur Eibildung steht.

Bei den meisten untersuchten Olmweibchen war der Unterschied in der Weite des Lumens der einzelnen Eileiterabschnitte viel geringer als bei dem eben beschriebenen Tier, in einzelnen Fällen, so besonders bei Olmen von unter 18 cm Gesamtlänge, war überhaupt kein Unterschied nachweisbar. Besondere Auf-

merksamkeit beanspruchten noch die Tiere, welche teilweise oder vollkommen entwickelte Ovarien besassen. Bei den Olmen Nr. 7, 31, 36 und 43 mit teilweise entwickelten Eierstöcken hatten die Eileiter einen Durchmesser von 0,9—1,2 mm, sie zeigten im Tubenteil leicht geschlängelten Verlauf, während der Uterusteil in einer Länge von 8—12 mm vollkommen gerade verlief, sich jedoch in bezug auf seine Dicke in keiner Weise von den mehr proximalwärts gelegenen Partien abhob.

Als Beispiel für den mikroskopischen Bau sollen die Eileiter des grössten gefangenen Weibchens Nr. 7 beschrieben werden, das eine Gesamtlänge von 26 cm besass. Der Tubenteil war mässig geschlängelt, etwa in der Art wie bei Tritonen unmittelbar nach Beendigung der Eiablage, also im Sommer. Auf dem Querschnitt (Taf. 14/15, Abb. 16) fällt vor allem das weite Lumen dieses Abschnittes auf. Die Schleimhaut bildet nur wenige, nicht sehr stark vorspringende, in der Längsrichtung verlaufende Falten, sie setzt sich zusammen aus einer einfachen Schicht grosser zylindrischer Zellen mit sehr grossem Kern und kleinem Protoplasmaleib. Nur in vereinzelten dieser Zellen ist Schleim gebildet, diese erscheinen wieder als grosse bläschenförmige Gebilde, mit seitlich oder bodenwärts verdrängtem Kern. Die Tunica propria ist locker und äusserst reich an Blutgefässen, die Muskularis ist schwach ausgebildet, ihre beiden Schichten sind jedoch gut sichtbar, die innere deutlicher als die äussere, besonders die letztere ist gleichfalls stark von Blutgefässen durchsetzt.

Der Uterus (Taf. 14/15, Abb. 17) besitzt ebenfalls ziemlich weites Lumen, allerdings nicht in dem Masse wie die Tube. Die Schleimhaut springt hier in längsverlaufenden, deutlich ausgebildeten Leisten vor, sie besteht aus grossen zylindrischen Zellen. Schleimansammlung findet sich in ihnen nur äusserst selten. Die Tunica propria ist locker, sehr gefässreich, die Muskularis schwach ausgebildet, zeigt jedoch deutlich die

beiden Schichten, deren innere zirkuläre fester, die äussere longitudinale lockerer, aber gefässreicher erscheint. Der oben schon beschriebene bindegewebige Wulst ist bei diesem Olm ganz besonders deutlich zu erkennen, er zeigt einen sehr grossen Reichtum an Blutgefässen, besteht aber auch hier nur aus lockerem Bindegewebe ohne irgendwelche drüsige Elemente. Eine umschriebene Drüse findet sich auch bei diesem Tier nicht.

Es sei hier noch erwähnt, dass ich in keinem der untersuchten Olmeileiter wirklich schön ausgebildetes Flimmerepithel gefunden habe, obwohl solches wie bei anderen Amphibien auch hier stets vorhanden war. Dies war sicherlich die Folge der Fixierung, da niemals Fixations- und Färbemethoden, welche die Flimmern schön darstellen, angewendet wurden. Für die zu entscheidende Frage spielen die Flimmern ja keine Rolle, weshalb ich ihnen auch bei der Untersuchung und der vorhergehenden Beschreibung keine Aufmerksamkeit zugewendet habe.

Es obliegt schliesslich noch die Beschreibung des Eileiters von Olmweibchen Nr. 20, das ja vollkommen entwickelte Ovarien mit sicherlich annähernd reifen Eiern besass. Bei ihm waren schon vor der Entfernung des Darmes die beiden Ovidukte sichtbar. Sie erschienen als 4—5 mm dicke, glasig-weissliche Stränge, die in sehr starken meanderförmigen Windungen lagen und dadurch beide Nieren vollkommen zudeckten. Nur der am weitesten gegen die Kloake zu gelegene Endteil, der sich in bezug auf seine Dicke und sein Aussehen in keiner Weise von den übrigen Abschnitten unterschied, zeigte in einer Länge von etwa 10 mm geraden Verlauf. Die Verdickung der Eileiter war im ganzen so beträchtlich, dass der Darm durch sie stark nach vorne verlagert wurde.

Auf dem Querschnitt, der mehr ovale, in dorsoventraler Richtung abgeplattete Gestalt besass, zeigten die Eileiter vollkommen verschiedenes Verhalten gegenüber denen von allen

bisher beschriebenen Olmen. Mit Ausnahme der stärkeren Entwickelung der Muskulatur, die jedoch ganz unbedeutend war, verhielt sich jedoch auch hier der Uterusteil ebenso wie der Tubenteil und soll deshalb auch als Grundlage der Beschreibung dienen (Taf. 14/15, Abb. 18). Ein eigentliches Lumen ist nicht vorhanden, es stellt lediglich einen schmalen Spalt dar, der sich in die durch die Schleimhautfalten gebildeten Buchten fortsetzt. Die Schleimhaut selbst bildet etwa 10—14 längsverlaufende, zum Teil sehr stark vorspringende Kämme oder Leisten, sie besteht aus einer einfachen Schicht zylindrischer Zellen. Im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Olmen aber, bei denen die Epithelzellen der Schleimhaut eine durchschnittliche Grösse von 20 : 10 μ, ihre Kerne eine solche von etwa 16 : 8 μ besassen, sind hier die Zellen ganz ungeheuer vergrössert, sie besitzen eine Länge von 110—130 μ und eine Breite bzw. Dicke von 20—30 μ. Der Kern misst ungefähr 16 : 8 μ, er hat sich im Vergleich zu früher in Hinsicht auf seine Grösse also nicht verändert, erscheint jedoch nicht mehr so schön ebenmässig oval, sondern mehr abgeplattet, oft leicht gebogen dreieckig oder halbmondförmig. Was seine Lage betrifft, so befindet er sich nicht mehr wie früher stets in der Mitte der Zelle, sondern fast immer angedrückt an deren Membran, bald an der Seite, bald in der Nähe der Schleimhautoberfläche, bald am Boden der Zelle. Die Vergrösserung der Zellen ist bedingt durch die Anhäufung von grossen Schleimmengen, die in feinen, sehr deutlich darstellbaren Kügelchen den ganzen Protoplasmaleib ausfüllen. Die Tunica propria ist locker und hauptsächlich im Gerüst der Schleimhautleisten gut darstellbar, dabei sehr reich an Blutgefässen. Entsprechend der starken Verdickung, welche der ganze Eileiter als Folge der ungeheuren Schleimansammlung erfahren hat, ist die Muskelschicht sehr stark ausgedehnt, so dass sie auch im Uterusteil nur mehr als dünne Ringschicht, der vereinzelte Längsfasern aufliegen,

erkennbar ist, im Tubenteil, der sich sonst nicht im geringsten vom Uterus unterscheidet, finden sich nur äusserst spärliche einzelne zirkuläre und ganz vereinzelte Längsfasern.

Die sonst am Endabschnitt des Eileiters sichtbare Bindegewebsleiste kann nicht nachgewiesen werden. Sie ist offenbar als Folge der starken Ausdehnung verstrichen. Eine zirkumskripte Drüse, die ja hier unmittelbar vor der Eiablage im Fall ihres Vorhandenseins sicherlich stark entwickelt hätte sein müssen, ist auch bei diesem Tier nicht nachweisbar. Die Receptacula seminis sind leer, eine Befruchtung des Weibchens hatte also noch nicht stattgefunden.

Wie also aus den vorausgehenden Beschreibungen deutlich zu erkennen ist, besitzt der Olm ebensowenig wie alle anderen eilegenden Amphibien eine besondere Drüse, die ihn zweifellos als eilegendes Tier kennzeichnet. Die Hyrtlsche Drüse, die so lange eine recht erhebliche Rolle in der Literatur über Proteus anguineus gespielt hat, ist also in Wirklichkeit gar nicht vorhanden. Es handelt sich bei ihr offenbar um eine ungeschickte Ausdrucksweise oder aber um einen Beobachtungsfehler, den wir jedoch auf Grund der kurzen Bemerkung Hyrtls nur feststellen können, wohingegen wir nicht imstande sind mit Sicherheit nachzuweisen, was für ein Gebilde den Fehler veranlasst hat. Es erscheint aber immerhin äusserst wahrscheinlich, dass der beschriebene bindegewebige Wulst zu der Verwechslung führte. Andererseits ist aber auch möglich, dass Hyrtl lediglich der Tatsache Ausdruck geben wollte, dass sich die Eileiter des Olmes in Hinsicht auf ihren drüsigen Bau ebenso verhalten wie bei eilegenden, nicht aber bei lebendiggebärenden Amphibien.

Diese Beobachtung wird durch unsere Untersuchungen voll und ganz bestätigt, denn der Eileiter des Olmes zeigt in Hinsicht auf den anatomischen Bau und die aus diesem ersichtliche Funktion bis ins kleinste das nämliche Verhalten

wie bei eierlegenden Tritonen. Ein eigentlicher Uterus ist nicht vorhanden, der Endabschnitt des Oviduktes ist nicht erweitert und besitzt auch keine stärker ausgebildete Muskulatur als der Tubenteil. Die Schleimhaut verhält sich in beiden Abschnitten vollkommen gleich, vor der Eiablage findet auch im untersten Teil des Eileiters Schleimabsonderung statt, in der gleichen Weise wie in den kranialwärts gelegenen Partien.

VI. Besprechung der Befunde.

Auf Grund der Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen an ganz frisch gefangenen Tieren müssen wir also unbedingt annehmen, dass der Olm in seinen natürlichen Aufenthaltsorten, in den Höhlen des Karstes sich ovipar in der gleichen Weise wie unsere heimischen Tritonen und in der gleichen Weise wie die gefangenen Tiere bei M. v. Chaunin und Zeller fortpflanzt. Seine Eileiter verhalten sich ja in allen Einzelheiten ebenso wie die anderer eilegender Urodelen und unterscheiden sich grundsätzlich durch das Fehlen eines eigentlichen Uterus, d. h. eines erweiterten, mit starker Muskelwand ausgestatteten Endabschnittes, der bei lebendiggebärenden Amphibien schon in sehr frühen Stadien deutlich erkennbar ist, von solchen Urodelen, bei denen die Eier oder Jungen längere Zeit nach dem Austritt der Eier aus dem Ovar im Mutterleib verbleiben.

Alle Urodelenarten, bei welchen der letztere Fall Regel ist, zeigen schon im nichtgeschlechtsreifen Alter, also wenn noch keine Trächtigkeit stattgefunden hat, ganz wesentliche Unterschiede im Bau des untersten Eileiterabschnittes gegenüber den mehr proximalwärts gelegenen Teilen, die in erster Linie in der starken Ausbildung der Muskulatur und in der grösseren Weite des Lumens hervortreten. Durch diese Feststellung möchte ich den Einwand widerlegen, dass diese Untersuchungen deshalb nicht für die Entscheidung der Frage in

Betracht kommen, weil ihnen nur die Eileiter unausgewachsener Olmweibchen zugrunde gelegen hätten, die infolge der noch nicht stattgehabten Trächtigkeit die erwähnten Verschiedenheiten noch nicht zeigen konnten. Bei Proteus finden sich aber diese Unterschiede in den beiden Eileiterabschnitten weder beim jungen, noch auch beim ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tier, das aller Wahrscheinlichkeit nach wie die grossen von mir untersuchten Weibchen schon mehrere Fortpflanzungsperioden durchlebt hat. Dagegen sondert bei ihm, ebenso wie bei Tritonen, auch der Uterusteil des Eileiters vor der Eiablage massenhaft Schleim ab, in der nämlichen Weise wie alle übrigen Oviduktabschnitte, und bezeugt auch dadurch den Unterschied von viviparen Urodelen.

Kammerer (1912) verwirft nun zwar jeden „Schluss von der morphologischen Beschaffenheit auf die Funktion des lebenden Organsystems". Er dürfte in dieser Anschauung jedoch sehr vereinzelt dastehen, denn alle Organe des tierischen und pflanzlichen Organismus lassen ja aus ihrem Bau Schlüsse auf die Funktion zu, ist ja dieser zum grössten Teil durch sie bedingt und kann durch sie, wie z. B. bei den Knochen, in der tiefgreifendsten Weise umgestaltet werden. Ja Kammerer selbst führt in der gleichen Arbeit die Gestalt des Olmes auf seine wühlende Lebensweise zurück, zieht also auch selbst einen Schluss aus der Form auf die Funktion. Weitere Beispiele gegen die Behauptung Kammerers anzuführen, ist wohl überflüssig, wie sehr wir aber gerade in unserem Falle zu solchen Schlüssen berechtigt sind, zeigt uns das Beispiel eines anderen urodelen Amphibiums, nämlich des Spelerpes fuscus Bp.

Über die Fortpflanzungsart dieses kleinen Höhlensalamanders war nämlich bis vor kurzem noch das nämliche Dunkel gebreitet wie über diejenige des Olmes; noch Bedriaga (1897) weiss über sie nicht das Geringste zu berichten, nimmt

aber mit Rossi eher an, dass er zu den eilegenden Amphibien gehört. Obwohl aber von zoologischer Seite eine Eiablage oder Geburt eines Jungen bei Spelerpes noch niemals beobachtet worden war, hätte doch eine Bemerkung Spengels (1876) auf den richtigen Weg weisen können. Dieser wusste nämlich schon 20 Jahre vor dem Erscheinen der Arbeit Bedriagas über die Fortpflanzungsweise des Höhlensalamanders auf Grund seiner anatomischen Beobachtungen Bescheid, er schreibt nämlich im Anschluss an seine Untersuchungen über den Bau des Eileiters von Salamandra atra: „Eine ähnliche Sonderung in einen Eileiter im engeren Sinne und einen Uterus zeigt Spelerpes fuscus, wonach zu vermuten ist, dass auch diese Art lebendige Jungen zur Welt bringt.“ Seine Annahme wurde erst in neuester Zeit, wie Schreiber (1912) mitteilt, durch die biologischen Beobachtungen an gefangenen Tieren von J. Berg (1893) voll und ganz bestätigt, durch welche tatsächlich nachgewiesen wurde, dass Spelerpes sich vivipar in der gleichen Weise wie Salamandra atra vermehrt.

Scheinbar hat Spengel (1876) auch die Ovidukte von Proteus anguineus untersucht, wie aus seiner Bemerkung hervorgeht, dass auf Grund des Baues der Eileiter alle Ichthyoiden ovipar sein müssten, „eine Annahme, die erst in jüngster Zeit für Proteus durch Fr. E. Schultze (1876) bewiesen worden sei“. Merkwürdigerweise ist aber diese Stelle der Spengelschen Arbeit in der Literatur überhaupt nicht beachtet worden, auch Kammerer scheint sie nicht zu kennen, er erwähnt sie jedenfalls in seiner ausführlichen Arbeit (1912), in der sonst die ganze Literatur über Proteus zusammengestellt ist, nicht, obwohl ihr eine weit höhere Bedeutung zukommt, als der oft erwähnten kurzen Diskussionsbemerkung Hyrtls.

Mit diesen anatomischen Befunden stimmen auch alle biologischen, an freilebenden und frisch gefangenen Olmen gemachten Beobachtungen vollkommen überein. Denn noch nie-

mals ist es gelungen, ein Weibchen mit Eiern oder Embryonen in den Ovidukten aufzufinden, dagegen wurden häufiger Proteen mit vollkommen entwickelten Ovarien gefangen, deren Eier unmittelbar vor der Ablage standen. Da die Eiablage ja in 1—2 Tagen stattfindet, so müsste offenbar ein sehr grosser Zufall mitspielen, käme gerade während dieser Zeit ein Olm in unseren Besitz. Wahrscheinlich werden auch etwa in den Eileitern befindliche Eier beim Fang oder spätestens beim Verbringen der Tiere in das wärmere Wasser der Transportgefässe, wohl als Folge der wenig schonenden Behandlung von seiten der Olmjäger und der ungewohnten äusseren Verhältnisse abortiv ausgestossen. Eine Eiablage frisch gefangener Tiere wurde ja schon relativ häufig beobachtet, noch nie aber, mit einer einzigen, weiter unten noch näher zu besprechenden Ausnahme, die Geburt eines Jungen unmittelbar nach der Gefangennahme.

Offenbar sind die Olme während der Brunstzeit noch wesentlich scheuer als gewöhnlich, ziehen sich vielleicht auch in entlegene, noch unbekannte oder unzugängliche Höhlenteile zurück und gelangen deshalb noch viel seltener in unseren Besitz als nicht brünstige Tiere, besonders da ja ihr Fang an den natürlichen Aufenthaltsorten auch nur äusserst selten betrieben wird. Dass sich unter den bei Hochwasser ausgespülten oder in Rückstandstümpeln aufgefundenen Tieren fast niemals brünstige Individuen befinden, wird sicherlich sehr einfach dadurch erklärt, dass eben durch die veränderten äusseren Verhältnisse die Brunst jäh unterbrochen wird, wie wir dies ja bei allen Tieren beobachten können, wenn sie während der Fortpflanzungszeit in veränderte äussere Bedingungen gebracht werden (Stieve 1913, 1918).

Gegen die Annahme der Oviparität des Olmes würde nur die einzige Tatsache sprechen, dass auch noch niemals Eier oder Larven in den Höhlen des Karstes aufgefunden wurden.

Dieser Einwand ist jedoch schon einzig und allein deshalb nicht stichhaltig, da ja auch noch nie wirklich eingehend nach solchen Objekten gesucht wurde, und wir ausserdem von keiner einzigen der vielen in den Karsthöhlen lebenden Insektenarten weder die Eier noch die Larven oder die Puppen kennen, obwohl nach ihnen schon lange eifrigst geforscht wird und wir doch sicher annehmen müssen, dass sich diese Tiere durch Eier fortpflanzen. Die Olmjäger selbst wenden den Eiern und Larven ebensowenig wie den kleinen Olmen irgendwelche Aufmerksamkeit zu, sind auch gar nicht mit den Mitteln zu ihrer Erbeutung ausgerüstet, ihr einziges Fanggerät besteht ja in einem ziemlich weitmaschigen Netze. Verwundern kann es höchstens, dass auch durch Hochwasser noch niemals Eier oder Larven herausgeschleudert wurden und dass auch in den oft erwähnten Rückstandstümpeln noch nie solche gefunden worden sind. Im ersteren Falle, der sicherlich schon manchmal eingetreten ist, werden die betreffenden Objekte wegen ihrer geringen Grösse wahrscheinlich einfach übersehen oder gehen sonstwie unter, das ausgespülte Wasser enthält ja stets auch sehr viel Schlamm und Schmutz, in welchem kleinere Gegenstände verloren gehen müssen. Im zweiten Falle aber ist es sehr leicht möglich, ja nach den Beobachtungen an gefangenen Tieren, bei denen Kannibalismus sehr häufig festgestellt wurde, so von Zeller und Kammerer, äusserst wahrscheinlich, dass die Olmlarven und Eier, ebenso die kleineren Olme einfach von ihren grösseren Mitgefangenen aufgefressen werden. Die ungeheuere Gefrässigkeit aller Amphibien ist ja bekannt, auch Proteus macht davon keine Ausnahme, und man muss sich bei gefangenen Tieren oft wundern, wie verhältnismässig grosse Nahrungsstücke, seien es Fleischstreifen, Regenwürmer oder Kaulquappen, sie verschlucken können. Wird nun eine grössere Anzahl solcher Tiere durch Hochwasser aus ihren natürlichen Aufenthaltsorten gerissen und dann beim Sinken des Wasser-

spiegels in einem kleinen Becken, das ihnen weder Nahrung, noch auch dank der fehlenden Schlammbedeckung des Bodens den kleineren Tieren Schutz gewährt, so ist es wohl ganz selbstverständlich, dass die grösseren Olme ihren Hunger zunächst an ihren Mitgefangenen stillen. Der Zugang zu diesen natürlichen Gefängnissen ist dem Menschen ja immer erst nach beträchtlichem Sinken des Hochwassers möglich, und er findet dann nur mehr grosse Exemplare vor, die ihrerseits oft schon durch Hunger reduziert sind.

Der kleinste bisher im Freien gefangene Olm hatte eine Länge von 3 cm, er wurde von Schmarda (1878) in einem Brunnen bei Monfalcone entdeckt. Ausserdem kamen meist nur grössere Tiere von 9—10 cm Gesamtlänge und darüber in unseren Besitz. Dieser Umstand, dass nur äusserst selten sehr kleine Olme, noch niemals aber Eier und Larven im Freien aufgefunden wurden, ist aber auch der einzige Punkt, der abgesehen von den Ergebnissen seiner Versuche für die Annahme Kammerers sprechen könnte, dass sich Proteus wie Salamandra atra vivipar fortpflanzt, denn die an freilebenden oder frischgefangenen Tieren gemachten Beobachtungen lassen eine solche vivipare Fortpflanzung unter gewöhnlichen Bedingungen ganz ausgeschlossen erscheinen. Ganz abgesehen nämlich von den in dieser Arbeit mitgeteilten anatomischen Befunden wurde ja auch niemals ein trächtiges Olmweibchen gefangen, obwohl im Verlaufe der Jahre eine ungeheure Menge von Proteen zu jeder Jahreszeit erbeutet und auch untersucht worden sind. Graf von Hohenwart nimmt nach Bedriaga (1897) schon gegen Ende des vorigen Jahrhunderts an, dass weit über 4000 Olme teils lebend, teils in Weingeist in alle Weltgegenden versendet worden sind, ihre Zahl dürfte sich seither sicherlich noch ganz beträchtlich vermehrt haben, und unter allen diesen befand sich nie ein trächtiges Weibchen.

Ziehen wir daneben in Betracht, wie schwer es hält, ein ausgewachsenes, nicht trächtiges Weibchen von Salamandra atra zu erhalten, dann können wir erst diese Tatsache in ihrer ganzen Tragweite beurteilen. Nach Kammerer (1912) beträgt die Trächtigkeitsdauer des Olmes etwa ein Jahr, nach Nusbaums Beobachtungen (1907) mindestens 13 Monate. Im Freien tritt nach der Geburt dann sofort wieder Brunst und anschliessend daran erneute Trächtigkeit ein, die freilebenden Olmweibchen müssten also mit Ausnahme der kurzen Brunstperiode stets trächtig sein, wie wir dies ja tatsächlich auch beim Alpensalamander und in geringerem Grade beim Feuersalamander finden. Und trotzdem sollte niemals ein trächtiges Weibchen, also niemals ein normales, ausgewachsenes Tier in die Hände eines Forschers gelangt sein? Es mag ja immerhin möglich sein, dass wir in den Olmen, die wir in den Höhlen zu sehen bekommen, wie dies Bedriaga annimmt, stets nur irrende Wanderer zu erblicken haben, die durch Hochwasser an die Mündungen der unterirdischen, tiefgelegenen Höhlenteile getrieben werden und so wider Willen an ihnen nicht zusagende Orte gelangen, obwohl auch diese Annahme nach meinen eigenen Beobachtungen und ebenso nach denen Megusars und Kammerers, die beide auch den Olm an seinen natürlichen Aufenthaltsorten sehen konnten, nicht sehr wahrscheinlich ist. Warum aber befand sich unter den vielen Olmen, die durch Hochwasser ans Tageslicht gerissen wurden und sicher zum grossen Teil aus jenen unzugänglichen, verborgenen Schlupfwinkeln stammten, auch noch niemals ein trächtiges Tier? Bei Oviparität verbleiben die Eier einen, höchstens zwei Tage im Ovidukt, die Wahrscheinlichkeit, ein solches Tier mit Geschlechtsprodukten in den Eileitern zu erhalten, ist also 365 mal oder wenigstens 180 mal kleiner, selbst wenn wir annehmen, dass keine abortive Eiausstossung stattfindet, als bei Viviparität, die eine 12 monatliche Trächtigkeit bedingt, bei

der auch eine Abortivablage wesentlich schwerer und bei der Grösse der abgelegten Jungen nicht zu übersehen wäre. Wir müssten also annehmen, dass auch durch Hochwasser niemals wirklich ausgewachsene Olmweibchen ans Tageslicht befördert werden, eine Annahme, die doch nicht gut aufrecht erhalten werden kann.

Bei anderen Urodelen finden wir Oviparität stets bei solchen Arten, denen zur Fortpflanzung immer oder wenigstens fast immer reichliche Wassermengen zur Verfügung stehen, wir haben in dieser Art der Fortpflanzung sicherlich die phylogenetisch ältere Form der Vermehrung zu erblicken, da sie ja bei den meisten niederen Wirbeltieren und bei fast allen Evertebraten beobachtet wird. Viviparität findet sich dagegen nur bei solchen Urodelenarten, denen wie dem Alpensalamander und dem Höhlensalamander Wasser in genügender Menge während der grössten Zeit des Jahres fehlt und bei denen wegen der äusserst ungünstigen, häufig wechselnden Lebensbedingungen die zarten Larven und Jungen zu oft der Vernichtung anheimfallen würden. Dieses letztere trifft ja auch für den Feuersalamander zu, dessen sich langsam entwickelnde Larven im Freien darauf angewiesen wären, den Winter über im Wasser zu verbringen und deshalb auch in den meist in Frage kommenden seichten Waldwässern dem Einfrieren und so der Vernichtung ausgesetzt wären. Auch für sie bedeutet deshalb das lange Verweilen im Mutterkörper eine grosse Verkürzung der gefährlichen Zeit und deshalb einen bedeutenden Schutz vor äusseren Einflüssen, also auch einen Vorteil im Kampfe ums Dasein.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Olm, denn wir können uns kaum ein Tier vorstellen, das unter noch gleichmässigeren, stets günstigen äusseren Bedingungen lebt als er. Ein Austrocknen des Wassers kommt in den Höhlen nicht vor, ebensowenig ein Einfrieren, die Temperatur des Wassers ist

ja, soweit wir bisher nach den Beobachtungen in den zugänglichen Höhlenteilen beurteilen können, jahraus jahrein die gleiche und schwankt nur zwischen 5 und 7 Grad Celsius. Die Entwicklungsbedingungen für Eier und Larven sind also die denkbar günstigsten und es liegt demnach kein zwingender, durch den Kampf ums Dasein bedingter Grund vor, warum der Olm die ursprünglich allen Amphibien eigene Fortpflanzungsweise hätte abändern müssen.

Wenn Kammerer als Beweis gegen die Oviparität die Tatsache aufführt, dass es bisher noch nicht gelungen ist Olmlarven aufzuziehen, so kann ich doch diesem Punkte keinerlei Bedeutung beimessen, und zwar aus folgenden Gründen. Diejenigen Larven, an denen Kammerer seine Versuche ausführte, stammten alle von Eiern, die in Wasser von über 15 Grad, also unter anormalen Bedingungen, abgelegt worden waren, und waren deshalb wahrscheinlich schon in tiefgreifender Weise geschädigt. Die Eier der Olme von v. Chauvin aber waren zwar bei niedrigerer Temperatur abgelegt worden, wurden jedoch alle durch das Anheften an den Tuffsteinen verletzt und gingen deshalb zugrunde. Eine Larvenentwicklung fand bei ihnen gar nicht statt. Die Larven der Tiere Zellers, deren Eier ja ebenfalls bei einer wesentlich kälteren Temperatur als 15 Grad, also wahrscheinlich unter normalen Bedingungen abgelegt worden waren, entwickelten sich, obwohl zum Teil in warmes Wasser gebracht, recht gut weiter, die jungen Tiere gingen jedoch an einer Pilzkrankheit ein, während die im kalten Wasser verbliebenen der Gefrässigkeit ihrer Eltern zum Opfer fielen. Wirklich grössere Aufzuchtversuche an Larven, die aus unter normalen Bedingungen abgesetzten Eiern stammten, liegen demnach überhaupt noch nicht vor. Ausserdem ging ja auch in dem von Nusbaum beschriebenen Fall der neugeborene Olm schon am 2. Tage seines Lebens zugrunde, konnte also gleichfalls nicht aufgezogen werden.

Über die weitere Entwicklung der von Kammerer beobachteten neugeborenen Tiere stehen noch Erfahrungen aus.

Zweifellos die schwerwiegendsten und nach unseren bisherigen Ausführungen die einzigen scheinbaren Belege gegen die Oviparität von Proteus anguineus sind nur noch die Zuchtversuche Kammerers, die jedoch, wie in der Einleitung ausführlich dargelegt wurde, in offenkundigem Gegensatz zu den Beobachtungen von v. Chauvin, Zeller und Nusbaum stehen und vor allem in keiner Weise mit den an freilebenden Tieren gesammelten Erfahrungen in Einklang zu bringen sind. Kammerer hielt seine Olme unter Verhältnissen, die denen der natürlichen Aufenthaltsorte sicher sehr ähnlich, jedoch keineswegs gleich waren. Die Wasserwärme in der Wiener Zisterne betrug 12—14 Grad Celsius, sie war also auch um 6—8 Grad höher als im Freien. Die chemische Zusammensetzung des Wassers war sicherlich wesentlich anders als die der Karstwässer, eine genaue Untersuchung wurde nicht ausgeführt, aber ganz abgesehen davon, dass in das Becken von oben her ständig Sickerwasser, also Grundwasser der Stadt Wien eintropfte, das, wie Kammerer selbst sagt (S. 375), phosphorsauren Kalk enthält, der den Tieren auf die Dauer sehr lästig wird, war sicherlich auch der Kalkgehalt und die Beimengung von anderen Substanzen wesentlich anders als in den Gewässern des Karstes. Es mag sich dabei ja nur um ganz geringe Unterschiede handeln, wohl auch nur um minimale Beimengungen des schädlichen phosphorsauren Kalkes, wir müssen aber annehmen, dass bei einem Tier, das so empfindlich ist wie der Olm, auch so geringe Mengen nicht ohne Einfluss sein können. Ausserdem war die Fütterung der Olme bei Kammerer sicherlich keine naturgemässe, sie erfolgte ausschliesslich mit Bachröhrenwürmern und war zudem nicht sehr reichlich, ja die Olmkolonie war lange Zeit hindurch „wegen des jahrelangen Misserfolges nicht

mehr ordentlich kontrolliert und gepflegt worden". Ziehen wir dazu die überaus grosse Gefrässigkeit des Olmes in Betracht, so müssen wir annehmen, dass die Tiere im Olmbecken, wie ja Kammerer selbst angibt, im Gegensatz zu frei lebenden grösstenteils sehr schlecht ernährt waren.

Durch einen Umstand aber unterscheidet sich dieses Olmbecken ganz wesentlich von allen den Stellen, die bisher als ständige Aufenthaltsorte von Proteus erkannt und beschrieben wurden, nämlich durch das Fehlen des Schlammes, eines weichen Untergrundes, der den Tieren jederzeit ein rasches Einwühlen und Verbergen ermöglicht, und dieser Umstand fällt sicherlich äusserst stark ins Gewicht. Wenn wir irgendein anderes Individuum, sei es nun Säugetier, Reptil oder Amphibium, das gewohnt ist, sich unter der Erde zu verbergen und viel im Boden zu wühlen, ja das sogar von dieser wühlenden Lebensweise seine Gestalt bekommen hat, auf festem hartem Untergrund halten, dann fühlt es sich niemals wirklich wohl, denn es lebt ja unter ganz veränderten unnatürlichen Bedingungen. Infolgedessen wird in vielen Fällen auch seine Fortpflanzungsart entweder ganz unterdrückt werden, oder falls das Tier anpassungsfähig genug ist, eine andere sein. Wie sehr aber die Eiablage besonders bei im Wasser lebenden Tieren von der Beschaffenheit des Untergrundes abhängig ist, erkennen wir am besten aus den Mitteilungen über Fische. Um nur ein Beispiel zu erwähnen, so laicht die Bachforelle nach den Beobachtungen von Barfurth (1886), wie dies von jedem Fischzüchter bestätigt werden kann, nur auf klarem sandigem Boden, nicht aber auf schlammigem Untergrunde ab.

Bei Proteus ist höchstwahrscheinlich das gerade Gegenteil der Fall, dass er nämlich seine Eier nur auf weichem, schlammigem Grunde ablegt, sie vielleicht sogar im Schlamme vergräbt oder eine ähnliche Brutpflege treibt, wie der nordamerikanische braune Bachsalamander (Desmognatus fuscus

Raf.), der ja auch in seiner Gestalt und sonstigen Lebensweise grosse Ähnlichkeit mit dem Olm zeigt. Steht dagegen ein weicher Boden nicht zur Verfügung, so legt Proteus seine Eier nicht ab, oder aber er beschädigt sie bei der Ablage. Häufig mag auch das Geschäft des Eierlegens, wie dies v. Chauvin so schön zeigen konnte, dadurch unterbrochen werden, dass bei der Anheftung der Eier an harten Gegenständen die Kloake verletzt wird, und dann die weitere Ablage wegen der damit verbundenen Schmerzen unterbleibt. Die fernerhin noch in die Tube gelangenden Eier sammeln sich dann im Endteile des Eileiters an, das vorderste von ihnen wird befruchtet und entwickelt sich zum fertigen Olm, wobei der Dotter der übrigen Eier als Nahrung aufgenommen wird.

Auch bei den heimischen eilegenden Tritonen sehen wir ja, wie dies schon Born (1892) beobachtete, eine ganz ähnliche Erscheinung, die jederzeit experimentell nachgewiesen werden kann. Bringt man nämlich brünstige Molchweibchen in ein Aquarium mit ganz glatten Wänden, ohne Wasserpflanzen, so erfolgt entweder nur eine abortive Ablage aller Eier auf einmal, die dann in Schnüren ähnlich wie bei Kröten zusammenhängen, oder aber die Ablage unterbleibt vollkommen und die Eier sammeln sich im untersten Eileiterteil an. Man findet dann in dem sehr stark ausgedehnten Uterus oft 15 bis 25 Eier vor, von denen jedoch nur eines befruchtet ist. Es wäre wohl wünschenswert, wenn ein erfahrener Tierzüchter versuchte, durch veränderte äussere Bedingungen einheimische Molcharten zum Lebendgebären zu bringen, ich glaube bestimmt, dass solche Versuche zu Erfolgen führen würden. Denn eilegende Urodelen können, wie wir sehen, unschwer dazu gebracht werden, ihre Eier längere Zeit im Uterus zurückzubehalten, wohingegen es umgekehrt bisher noch nicht gelungen ist, die lebendiggebärenden Salamanderarten zur reinen Oviparität zu bringen, ausser vielleicht durch lange fortgesetzte, sich über mehrere Generationen erstreckende Versuche. Auch

diese Tatsache spricht ja dafür, dass der Olm im Freien Eier legt, da ja ovipare Tiere ganz offenkundig leichter zur Retension der Eier in den Ovidukten gebracht werden können, als vivipare Tiere zur Eiablage.

Proteus ist nach den bisher vorliegenden Erfahrungen also für gewöhnlich ovipar, ist jedoch auch zweifellos dazu befähigt dann, wenn die äusseren Bedingungen für die Eiablage ungünstig sind lebendige Junge zu gebären und ist in dieser Fortpflanzungsart, wie ja der Nusbaumsche Fall deutlich beweist, unabhängig von der Temperatur des Wassers. Im allgemein müssen wir zwar annehmen, dass der Olm in wärmerem Wasser stets Eier ablegt, in Ausnahmefällen jedoch, besonders dann, wenn die Ernährung eine sehr schlechte, die Bodenverhältnisse aussergewöhnlich ungünstige sind, findet aber auch bei Temperaturen von über 15 Grad Lebendiggebären statt.

Offenbar besitzt eben Proteus anguineus die Fähigkeit, sich in seiner Fortpflanzungsart den äusseren Bedingungen sehr rasch anzupassen und unterscheidet sich durch diese Eigenschaft, die für ihn ja von grösstem Vorteil im Kampf ums Dasein werden kann, grundlegend von den meisten anderen Tierarten, die sich stets in ganz gleicher Weise vermehren. Es ist sehr leicht möglich, dass auch bei im Freien lebenden Olmen manchmal der von Kammerer beobachtete Fall der Viviparität eintritt, wenn nämlich einzelne Tiere zur Zeit der Brunst durch Hochwasser in die schon oft beschriebenen Höhlenteile geschwemmt werden, deren Boden nicht mit Schlamm bedeckt ist. Findet dort eine Eiablage statt, dann fallen die Eier oder spätestens die Larven dem Kannibalismus der ausgewachsenen Tiere oder anderen Zufälligkeiten zum Opfer. Wird dagegen das Muttertier durch den harten Boden reflektorisch vom Laichen abgehalten, dann entwickeln sich in ihm zwei junge Tiere, es trägt auch unter den veränderten, ungünstigen Bedingungen zur Erhaltung der Art bei, während

es im anderen Falle, wenn diese Fähigkeit nicht vorhanden wäre, in dem betreffenden Jahre für die Fortpflanzung nicht mehr in Betracht käme. Gerade während der Brunstzeit des Olmes im Frühjahr und Herbst sind ja Hochwässer an der Tagesordnung, der eben geschilderte Fall tritt daher gerade in dieser Periode sehr häufig ein, und ebenso häufig wird es sich dann auch ereignen, dass die Tiere später durch erneutes Ansteigen des Wassers wieder in die Lage versetzt werden, an die gewohnten Aufenthaltsorte zurückzukehren und dort ihre Jungen unter günstigen Bedingungen abzusetzen. So ist wohl auch der Fall, den Michahelles (1831) mitteilt, zu erklären, der einzige, in dem die Geburt von lebenden Jungen bei einem frisch gefangenen Olmweibchen festgestellt werden konnte. Es handelt sich hier wahrscheinlich um ein lange in einem Höhlenwinkel abgeschlossenes Hungerexemplar.

Es ist aber wohl vollkommen einleuchtend, dass man die Lebensgewohnheiten eines so ungeheuer empfindlichen Tieres, wie es der Olm nach den Versuchen Kammerers zu sein scheint, niemals an gefangenen Individuen, sondern nur an solchen beurteilen kann, die im Freileben unter vollkommen natürlichen Bedingungen beobachtet wurden. Die Empfindlichkeit des Olmes gegenüber äusseren Einflüssen ist ja ganz erstaunlich, bei 14 Grad Celsius bringt er noch lebendige Junge zur Welt, bei 16 Grad Celsius aber legt er die Eier ab, ohne sie auch nur ganz kurze Zeit im Ovidukt behalten zu können. Der geringe Unterschied von 2 Grad Celsius im umgebenden Wasser, der von den meisten anderen Lebewesen überhaupt nicht bemerkt worden wäre, genügt also hier, um die Fortpflanzungsart grundsätzlich, ohne Übergang umzuändern und noch dazu bei Tieren, die schon lange, zum Teil mehr als 10 Jahre, gefangen gehalten wurden, also wohl einigermassen an die unnatürlichen Verhältnisse angepasst waren. Wie tiefgreifend müssen auf ein solches Wesen erst der veränderte Kalkgehalt des Wassers, die vollkommen veränderte

Ernährung und vor allem der Unterschied in der Beschaffenheit des Bodens einwirken, alles Umstände, die auch schon auf andere, weit weniger empfindliche Individuen ihre Folgen geltend machen. Bei einer Beeinflussbarkeit, wie der Olm sie besitzt, können wir ja mit unseren jetzigen Untersuchungsmitteln überhaupt niemals vollkommen einwandfrei beurteilen, ob die Bedingungen, unter denen wir die Tiere in Gefangenschaft halten, wirklich ganz normale sind und keinerlei verändernde Einflüsse ausüben, und deshalb ist der einzig mögliche Weg zur vorurteilsfreien Feststellung der Lebensgewohnheiten von Proteus anguineus die Beobachtung und Untersuchung freilebender Tiere.

Auf Grund der Ergebnisse solcher Untersuchungen haben wir uns die Fortpflanzung des Olmes so vorzustellen, dass unter gewöhnlichen Verhältnissen Oviparität, unter aussergewöhnlichen aber ausnahmsweise Viviparität stattfindet. Dass beide Arten der Vermehrung beim gleichen Tier unmittelbar nacheinander abwechseln können, haben ja die Versuche Kammerers gezeigt. Der Olm ist das einzige bisher bekannte Tier, das eine so hohe Modifizierbarkeit der Fortpflanzungsart zeigt, diese ist jedoch begründet durch die aussergewöhnlichen Verhältnisse, die an seinen gewöhnlichen Aufenthaltsorten, in den unterirdischen Höhlen des Karstes, herrschen. Nur ein in so hohem Masse anpassungsfähiges Tier konnte den Kampf ums Dasein in diesen unterirdischen Gewässern mit dem stets wechselnden Wasserstand bestehen. Als gewöhnliche Fortpflanzungsart müssen wir aber die Oviparität bezeichnen auf Grund der anatomischen Befunde an den keimleitenden Organen, an denen zwar nicht die von Hyrtl erwähnte Drüse vorhanden ist, die jedoch den nämlichen anatomischen Bau zeigen wie bei anderen eilegenden Urodelen.

München, 20. März 1918.

VII. Verzeichnis der erwähnten Arbeiten.

Barfurth, D., (1886), Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 27.

Bedriaga, J. v., (1897), Die Lurchfauna Europas. Bd. 2 Urodela. Moskau.

Berg, J., (1893), Der Erdtriton im Aquarium. Zoologischer Garten.

Born, G., (1892), Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anat. Anz. Bd. 7.

Böttcher, (1866), Über den Bau und die Quellungsfähigkeit der Froscheileiter. Virchow Archiv. Bd. 37.

Chauvin, M. v., (1882), Vorläufige Mitteilung über die Fortpflanzung des Proteus anguineus. Zoologischer Anz. Bd. 5.

Dieselbe, (1883), Die Art der Fortpflanzung des Proteus anguineus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 38.

Fitzinger, (1850), Über den Proteus anguineus der Autoren. Sitzungsberichte der kais. Akad d. Wissenschaften Math.-Naturw. Klasse. Bd. 5 Wien.

Gaupp-Ecker, (1904), Anatomie des Frosches. Bd. 3. Braunschweig.

Gegenbaur, (1901), Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 2. Leipzig.

Hohenwart, Graf von (1897), zitiert nach Bedriaga 1897.

Hoyer, (1890), Über den Nachweis des Mucins in den Geweben mittels der Färbemethoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35.

Hyrtl, (1849), Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. 1.

Derselbe, (1850), Diskussionsbemerkung über den Proteus anguineus. Sitzungsbericht d. kais. Akad. der Wissensch. Wien Math.-Naturwiss. Klasse. Bd. 5.

Jörgensen, (1910), Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus. Festschr. f. Richard Hertwig.

Kammerer, (1912), Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. 33.

Lebrun, H., (1891), Recherches sur l' appareil génital femelle de quelques Batrachienes indigènes. La Cellule. Bd. 7.

Loos, (1881), Über die Eiweisdrüsen der Eileiter der Amphibien und Vögel. Inauguraldissertation. Leipzig 1881.

Megušar, (1912), Erwähnt nach Kammerer 1912.

Michahelles, (1831), Beiträge zur Naturgeschichte des Proteus anguineus. Isis von Oken.

Neumann, E., (1875), Die Drüsen der Froscheileiter. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 11. (Anhang zu der Arbeit: Die Beziehung des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel bei Fröschen.)

Nusbaum, J., (1907), Ein Fall von Viviparität beim Proteus anguineus. Biol. Zentralblatt Bd. 27.

Rathke, (1836), Über den Geschlechtsbau der Teleostei. Arch. f. Anat. und Physiol.

Rossi, (1883), Monit. Zool. Ital. Ann. V. No. I. erwähnt nach Bedriaga (1897).

Rusconi Mauro e Configliachi P. (1819), Del proteo anguineo di Laurenti. Monografia. Pavia.

Schmarda, L. K., (1878), Zoologie Bd. 2.

Schreiber, E., (1912), Herpetologia europae. 2. Auflage. Jena.

Schreibers, C. v., (1801), A Historical and Anatomical Description of a doubtful Amphibious Animal of Germany, called, by Laurenti Proteus anguinus. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Part. 2.

Derselbe, (1819), Proteus anguinus. Viennae.

Derselbe, (1819) Journ. de Phys. Bd. 88.

Schulze, F. E., (1876), Zur Fortpflanzungsgeschichte des Proteus anguineus. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 26.

Siebold. Th., (1858), Über das Recepkulum seminis der weiblichen Urodelen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 9.

Spengel, W., (1876), Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Teil. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arbeiten aus dem zoologischen Inst. in Würzburg. Bd. 3. Heft 50.

Stieve, H., (1913), Zur Oogenese des Haushuhnes. Sitzungsber. der Ges. f. Morphologie und Physiologie. München.

Derselbe, (1918), Über experimentell durch veränderte äussere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhnes. Arch. f. Entwicklungs-Mech. Bd. 44.

Stüve, (1889), Beitrag zur Kenntnis des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.

Wiedersheim, (1877), Zur Fortpflanzungsgeschichte des Proteus anguineus Gegenbaurs morphol. Jahrbuch. Bd. 3.

Derselbe, (1890), Beiträge zur Entwicklungsgesch. von Proteus anguineus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35.

Derselbe, (1890), Beiträge zur Entwicklungsgesch. von Salamandra atra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36.

Wunderer, H., (1909), Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgesch. des Alpensalamanders (Salamandra atra Laur.). Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Syst. Geogr. u. Biol. der Tiere. Bd. 28.

Zeller, E., (1888), Über die Larve des Proteus anguineus. Zoolog. Anz. Bd. 11.

Derselbe, (1889), Über die Fortpflanzung des Proteus anguineus und seine Larve. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg.

VIII. Erklärung der Abbildungen.

Alle Abbildungen wurden von Frl. B. Neresheimer mit dem Abbéschen Zeichenapparate nach den Präparaten entworfen und ausgeführt Der Zeichentisch befand sich in der Höhe des Objekttisches. Abb. 1—5, 10—11 u. 14—18 sind bei gleicher Vergrösserung (Leitz Objektiv 3, Okular 0. Vergrösserung etwa 40fach) ausgeführt und können also unmittelbar miteinander verglichen werden. Abb. 6—9, Vergrösserung: Leitz Objektiv 3 Okular 1. Abb. 12 u. 13 Vergrösserung: Leitz Objektiv 5 Okular 1.

Tafel 12/13.

Abb. 1. Querschnitt durch den linken Eileiter eines 13 cm langen, am 18. September 1913 getöteten Weibchens von Molge alpestris Laur., in der Höhe des kaudalen Endes des Ovars.

Abb. 2. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) 5 mm von der Kloakenmündung entfernt bei dem nämlichen Tiere wie Abb. 1.

Abb. 3. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) 5 mm von der Kloakenmündung entfernt eines 12,5 cm langen Weibchens von Molge alpestris Laur, das am 15. Juli 1914 getötet wurde.

Abb. 4. Querschnitt durch den proximalen Teil des linken Eileiters (Tube) eines 12,5 cm langen, nicht trächtigen Weibchens von Salamandra atra Laur., das am 10. September 1913, also wohl längere Zeit nach Ablage der Jungen getötet wurde.

Abb. 5. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) desselben Tieres wie bei Abb. 4., etwa 6 mm vom Kloakenende entfernt.

Abb. 6. Querschnitt durch den linken Eileiter eines 7 cm langen Weibchens von Salamandra atra in der Höhe des kaudalen Endes des Ovars, das Tier wurde am 10. September 1913 getötet.

Abb. 7. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) desselben Tieres wie Abb. 6 etwa 3 mm vom Kloakenende entfernt.

Abb. 8. Querschnitt durch den proximalen Teil des linken Eileiters (Tube) eines 9,0 cm langen Weibchens von Salamandra maculosa Laur, etwa in der Höhe des kaudalen Endes des Ovar, das Tier wurde am 1. Nov. 1913 getötet.

Abb. 9. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) desselben Tieres wie Abb. 8, etwa 6 mm vom Kloakenende entfernt.

Tafel 14/15.

Abb. 10. Querschnitt durch den proximalen Teil (Tube) des linken Eileiters eines 18 cm langen Weibchens von Salamandra maculosa in der Höhe des kaudalen Endes des Ovars. Das Tier hatte am 10. Mai 1913 34 lebende Larven abgelegt und wurde bis zum 10. August, an welchem Tag es getötet wurde, bei spärlicher Fütterung in Gefangenschaft gehalten.

Abb. 11. Querschnitt durch den untersten Teil (Uterus) des linken Eileiters desselben Tieres wie Abb. 10.

Abb. 12. Querschnitt durch den proximalen Teil (Tube) des linken Eileiters des 11,5 cm langen Olmweibchens Nr. 22 in der Höhe des kranialen Nierenendes.

Abb. 13. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) desselben Tieres wie Abb. 12 etwa 4 mm vom Kloakenende entfernt.

Abb. 14. Querschnitt durch den proximalen Teil des linken Eileiters (Tube) eines 17,0 cm langen Olmweibchens Nr. 27 in der Höhe des kaudalen Endes des Ovars.

Abb. 15. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) desselben Tieres wie Abb. 14 etwa 5 mm vom Kloakenende entfernt.

Abb. 16. Querschnitt durch den proximalen Teil (Tube) des linken Eileiters eines 26 cm langen Olmweibchens Nr. 7 mit teilweise entwickelten Ovarien in der Höhe des kaudalen Endes des Ovars.

Abb. 17. Querschnitt durch den untersten Teil des linken Eileiters (Uterus) desselben Tieres wie Abb. 16 etwa 5 mm vom Kloakenende entfernt.

Abb. 18. Querschnitt durch den untersten Teil des Eileiters (Uterus) eines 21,5 cm langen Olmweibchens Nr. 20 etwa 5 mm vom Kloakenende entfernt. Das Tier hatte fast reife Eier im Ovar.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bonn.

BEITRÄGE ZUR GEHIRN-SCHÄDEL-TOPOGRAPHIE.

1. DIE SEITENKAMMERN UND STAMMGANGLIEN DES ERWACHSENEN MENSCHEN.

VON

F. HEIDERICH.

Mit 5 Abb. im Text und 2 Tafeln 16/17.

Die Seitenkammern des Gehirns und die Stammganglien sind ganz im Gegensatz zu ihrer grossen Bedeutung auch für die ausübende Heilkunde nicht gerade häufig Gegenstand genauerer topographisch-anatomischer Untersuchungen gewesen. Daran sind wohl vor allem die grossen technischen Schwierigkeiten schuld, welche durch die Lage der Gebilde tief im Innern der Schädelkapsel in einer weichen, die unmittelbare Präparation im frischen Zustand ausschliessenden Umgebung und durch ihre recht verwickelte Form bedingt sind. Die Form der Seitenkammern hat zuerst Welker (33)[1]), allerdings noch unvollkommen, später Testut (31), dann hervorragend gut Retzius (27), schliesslich Harvey (14) an Wachs-, Gips- oder Metallausgüssen, Barrat (4) auf dem Wege der körperlichen Nachbildung unter Benutzung einer fortlaufenden Reihe von allerdings recht dicken Schnitten durch das Gehirn und deshalb weniger genau zur Darstellung gebracht. Harvey macht auf Grund eines kleinen Materials Angaben über Unterschiede in Form und Grösse der Kammern. Hinsichtlich der Lage der Seitenkammern im Kopfe liegen Mitteilungen über Richtebnen vor, durch welche die Ausdehnung der Kammern nach vorn, unten, oben und hinten bestimmt wird (Poirier [25]), sowie

[1]) Barrat tadelt an Welkers Abbildung zu Unrecht den zu weiten Abstand der Seitenkammern voneinander. Er hat übersehen, dass Welker in den Erklärungen zu den Abbildungen ausdrücklich sagt: „Die Seitenteile, um den dritten Ventrikel zu zeigen, etwas auseinander gebogen". Die Welkersche Abbildung 1 zeigt übrigens völlig richtig die Lage der beiden Seitenkammern zueinander. Auch der Behauptung Barrats, dass Retzius erweiterte Kammern abgebildet habe, kann ich nicht zustimmen.

über Punkte an der Kopfoberfläche, von denen aus man leicht und sicher zu den Kammern vordringen kann (v. Bergmann [6], Kocher [21], Keen [20], von Beck [5], Westenhöfer [34] u. a.). Entsprechende Angaben für die Stammganglien verdanken wir Dana (8), Féré (10), Kraus (22). Zur Bestimmung der Lage der Seitenkammern zur Schädeloberfläche hat sich Häberlin (13) des Röntgenverfahrens bedient, während Hermann (18) ihre Lage durch Einzeichnen ihrer Umrisse in Lichtbilder des Schädels veranschaulicht hat. Auch zur Darstellung der Lagebeziehungen der Gehirnkammern zu den Stammganglien, der grossen Querverbindung, der Gehirnoberfläche und den äusseren Weichteilen des Kopfes wurden zeichnerische Rekonstruktionsverfahren mehrfach angewandt (Barrat [4], Wilson [35], Spitzka [28], Symington [29], Thane [32], Jenkins [19]), jedoch sind die veröffentlichten Abbildungen zum Teil sehr wenig übersichtlich (Wilson), alle aber keineswegs geeignet, wirklich klare körperliche Vorstellungen der dargestellten Gebilde zu erwecken, und darauf kommt es doch in erster Linie an, sollen sie ihren Endzweck, dem Chirurgen bei seinem Vorgehen den Weg zu weisen, erfüllen. Von chirurgischer Seite (Witzel-Düsseldorf) ging daher die Anregung für mich aus, meine früher begonnenen, aus äusseren Gründen unterbrochenen Untersuchungen wieder aufzunehmen.

Das Ziel meiner Untersuchungen war, von den in Betracht kommenden Gebilden naturgetreue Nachbildungen herzustellen, um mit deren Hilfe besser, als es durch die einfache Präparation und auch durch zeichnerische Darstellungen möglich ist, ihre Lagebeziehungen zueinander unmittelbar zur Anschauung zu bringen. Da sich die mir zur Verfügung stehenden Köpfe in der Form des Gehirnschädels deutlich voneinander unterscheiden, konnte auch die Frage nach der Beeinflussung der Lage der Kammern durch die Kopfform erörtert werden, und endlich liessen sich auf Grund der so gewonnenen Erfahrungen An-

gaben über die für die Erreichung der Seitenkammern von aussen her günstigste Stelle an der Kopfoberfläche machen.

Die Untersuchung erstreckte sich auf die Köpfe von vier im Alter von 25—36 Jahren verstorbenen Männern. An einigen frischen Leichen wurden einzelne Befunde nachgeprüft. Ferner standen mir 30 in der Form gut erhaltene Gehirne zur Verfügung. Die folgende Zusammenstellung der Einzelmasse und zweier Indizes der vier Köpfe sowie der Umrisslinien der Köpfe 1, 3 und 4 (Fig. 1, 3, 4) mögen eine Vorstellung ihrer Form geben. Es beträgt in Millimetern gemessen bei

Kopf	1	2	3	4
1. Grösste Länge des Schädels				
mit Weichteilen	193	200	199	202
ohne Weichteile	—	190	188	194
2. Glabella-Inion-Länge des Schädels				
mit Weichteilen	192	198	199	198
ohne Weichteile	—	188	183	188
3. Grösste Breite des Schädels				
mit Weichteilen	156	157	158	151
ohne Weichteile	—	147	146	145
4. Ohr-Bregma-Höhe des Schädels				
mit Weichteilen	116	118	114	125
ohne Weichteile	—	115	109	122
5. Horizontal-Umfang des Schädels				
mit Weichteilen	561	575	578	578
ohne Weichteile	—	540	524	552
6. Glabella-Inionbogen des Schädels				
mit Weichteilen	317	319	320	335
ohne Weichteile	—	305	305	320
7. Transversaler Kopfbogen des Schädels				
mit Weichteilen	330	335	325	350
ohne Weichteile	—	314	298	324
8 Längen-Breitenindex des Schädels				
mit Weichteilen	80,8	78,5	79,4	74,7
ohne Weichteile	—	77,4	77,7	74,7
9. Längen-Ohr-Höhenindex des Schädels				
mit Weichteilen	60,1	59,0	57,3	61,8
ohne Weichteile	—	60,5	57,9	62,8
Abstand des Inion von der Frankfurter Horizontalen	—4	±0	—11	+7

Da die Weichteile der Köpfe verschieden dick sind, geben die Zahlen für den Schädel ohne Weichteile das bessere Bild. Aus diesen geht hervor, dass sich am meisten Kopf 3 und 4 voneinander unterscheiden, und zwar vor allem in der Länge und Höhe des Gehirnschädels und in der Lage des Inion zur Frankfurter Horizontalen. Die Unterschiede kommen in den beiden Indices deutlich zum Ausdruck: Kopf 3 fällt demnach in die Gruppe der mesocephalen, Kopf 4 aber der dolichocephalen Schädel, Kopf 3 ist chamäcephal, Kopf 4 dagegen orthocephal. Kopf 1 und 2 sind meso- und orthocephal.

Zur Härtung des Materials wurde Formol verwandt. Kopf 1 und 2 — beide lagen mir bereits gehärtet vor — waren in eine zehnprozentige Formollösung eingelegt worden. Diese Vorbehandlung war jedoch nicht zweckmässig, der Erhaltungszustand der tiefen Teile des Gehirns liess zu wünschen übrig. Den vom Rumpfe einer frischen Leiche abgetrennten Kopf 3 durchspülte ich von den grossen Halsschlagadern aus mit einer Formollösung von 30 %. Die Durchspülung wurde unter mässigem Drucke — einer Hg-Säule von 100 mm entsprechend — 24 Stunden lang mit Hilfe eines Irrigators durchgeführt. Der Kopf lag dabei in der Formollösung mit der Schnittfläche des Halses nach oben. Während des Einlaufens trat eine Schwellung der Lippen und Augenlider auf. Bei der nach 3 Wochen begonnenen Bearbeitung zeigte sich, dass der Erhaltungszustand vor allem des Gehirnes ausgezeichnet war. Die Blutgefässe der harten Gehirnhaut und des Gehirnes selbst waren weit, der Subarachnoidealraum war vorhanden, die Gehirnwindungen waren nicht abgeplattet, die Lichtung der mit Flüssigkeit gefüllten Gehirnkammern war überall gut erhalten. Es war auch ein für unsere Zwecke günstiger Härtegrad des Gehirnes erreicht: das Gehirn behielt seine Form auch nach der Herausnahme trotz der verschiedenartigsten Behandlung bei und liess sich gut schneiden. Eine nennenswerte Quellung des Gehirns war nicht eingetreten.

Ich muss es vorläufig dahingestellt sein lassen, ob nicht der verhältnismässige Tiefstand des Bodens der dritten Gehirnkammer doch für eine durch eine dann allerdings nur geringe Quellung des Gehirns bedingte Lageverschiebung dieser Teile nach abwärts spricht. Ich hoffe in einem späteren Beitrag diese Frage erörtern zu können. Die Lage der Seitenkammern wird in unseren beiden Fällen dadurch nicht berührt. Den Einwänden, dass das durch das Abtrennen des Kopfes vom Rumpfe vor der Härtung bedingte Ausfliessen der Gehirn-Rückenmarksflüssigkeit und die Lagerung des Kopfes während der Durchspülung eine nennenswerte Verlagerung des Gehirns herbeiführen könne, suchte ich bei der Vorbehandlung des vierten Kopfes dadurch zu begegnen, dass ich die Härtung vor dem Abtrennen des Kopfes vornahm. Die frische Leiche wurde in sitzende Stellung gebracht und der Kopf so unterstützt, dass die Ohr-Augenlinie wagrecht verlief. Unter demselben Drucke wie vorher liess ich dann eine Formollösung wieder von 30% durch die beiden Halsschlagadern einströmen. Die Härtung schritt mit der Durchtränkung mit Formol von oben nach unten gleichmässig fort, sie war nach Verlauf von 24 Stunden bis auf einen kleinen Bezirk an beiden Füssen vollständig. Die Augenlider und Lippen schwollen gleich zu Beginn der Behandlung an, sonstige Schwellungen traten nicht auf. Nach vollendeter Härtung wurde die Leiche in gleicher Stellung bis zur Weiterverarbeitung in einer geschlossenen Wanne in Formoldunst aufbewahrt. Auch in diesem Falle war eine gute und gleichmässige Härtung des Gehirns eingetreten, Anzeichen aber für eine nennenswerte Quellung des Gehirns waren nicht vorhanden.

Die erste Aufgabe, die Herstellung der körperlichen Nachbildungen, glaubte ich am sichersten mit Hilfe des Plattenrekonstruktionsverfahrens lösen zu können. Um das Präparat (Kopf 1) in die zu diesen Zwecken nötige Schnittreihe zerlegen zu können, entkalkte ich es in Salpetersäure von 5%. In der

Säure trat eine Quellung aller Weichteile auf, die durch das nachfolgende Auswässern noch erheblich verstärkt wurde. Der Kopf wurde, um die Quellung rückgängig zu machen und um eine bessere Schneidbarkeit zu erzielen, 14 Tage lang in Alkohol von anfangs 70, später 90% nachgehärtet. Hierauf wurde der ganze Kopf durch Frontalschnitte in 1 cm dicke Scheiben zerlegt.

Zum Schneiden bediente ich mich der im folgenden beschriebenen, mit einfachen Mitteln hergestellten Vorrichtung.

An den zwei gegenüberliegenden Seitenflächen einer Richtplatte, wie sie in den Schlosserwerkstätten gebraucht werden, werden mit Hilfe von je zwei Flügelschrauben zwei rechteckige Eisenplatten, deren Länge der Länge der Seitenfläche der Richtplatte entspricht, deren Breite 10 cm, deren Dicke 5 mm beträgt, so angeschraubt, dass ihre längeren Kanten parallel zur Fläche der Richtplatte verlaufen. Dadurch, dass die Eisenplatten dort, wo die Flügelschrauben angreifen, je einen mit der schmalen Kante parallel laufenden Schlitz tragen, sind sie verstellbar. Sie können so gestellt werden, dass ihre Vorderkanten mehr oder weniger weit, der gewünschten Schnittdicke entsprechend, über die Fläche der Richtplatte vorstehen. Die genaue Einstellung wird mit Hilfe eines Tiefenmasses erzielt. Die Richtplatte wird senkrecht zu einer ebenen Unterlage, ich benutze dazu eine zweite Richtplatte, aufgestellt. Als Messer dient eine Spannsäge, deren Blatt nach Entfernung der Zähne sorgfältig geschliffen worden war. Mit diesem Messer welches bei grösstmöglicher Dünne durch die Spannung im Sägebogen nicht durchbiegen kann, lassen sich dünnere und gleichmässigere Schnitte wie mit den gebräuchlichen Gehirn- oder dünnen „Schinkenmessern“ (Edinger [9]) erzielen. Zur Herstellung der Schnitte wird, wie bei dem Edingerschen „Hirnmakrotom“, der zu schneidende Gegenstand auf die wagerechte Platte gelegt und mit der Hand gegen die senkrechte Platte leicht angedrückt. Das Messer erhält seine Führung durch die geschliffenen Vorderkanten der an der senkrechten Richtplatte angeschraubten Seitenplatten. Mit Hilfe dieser Vorrichtung konnte ich von gut gehärteten Gehirnen fortlaufend gleichmässige 2 mm dicke Schnitte erzielen.

An den Schnitten musste ich leider feststellen, dass das Gehirn deutlich geschrumpft war, wohl infolge der Nachbehandlung des Kopfes mit Alkohol. Dieses Präparat war somit zur einwandfreien Lösung der Aufgabe nicht geeignet; ich gab deshalb den Plan, den ganzen Kopf zu rekonstruieren, auf, beschloss aber doch wenigstens eine Nachbildung der Kammern

herzustellen und zu versuchen, diese in einem Abguss des Kopfes in richtiger Lage aufzustellen. Da die Schrumpfung des Gehirns gleichmässig war, die Lage der gut entwickelten Seitenkammern zur Schädelwand sich also nur wenig geändert haben konnte, durfte die Nachbildung zum Vergleiche mit einwandfreien Präparaten immerhin mit herangezogen werden. Um zuerst die Kammern nachzubilden, nahm ich aus den angefertigten Schnitten die schon losen Gehirnanteile heraus und schichtete die von ihnen, welche an den Kammern beteiligt sind, so übereinander, dass sie wieder in ihre ursprüngliche Lage zueinander kamen. Hierbei legte ich an einzelnen Stellen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schnitten Drähte ein, und zwar so, dass sie die rechte und linke Kammerhöhlung miteinander verbanden. Sie sollten dazu dienen, am fertigen Ausguss den richtigen Abstand der beiden Seitenkammern voneinander zu erhalten. Dann goss ich die Kammern von ihrer hinteren Bucht aus mit Gipsbrei aus. Als der Gips hart geworden war, legte ich durch Entfernen der Gehirnschnitte den Ausguss frei. Die vorderen und hinteren Schnitte liessen sich ohne weiteres von dem Ausguss abnehmen, die mittleren mussten in Stücke zerschnitten werden, gingen also zum Teil verloren. Dann legte ich auch die Schnitte durch den Kopf, in welchem die Gehirnteile nunmehr fehlten, wieder richtig zusammen, und zwar, um auch die innere Oberfläche der Schädelhöhle abformen zu können, für die vordere und hintere Kopfhälfte getrennt und stellte von beiden Hälften Abgüsse her. An dem aus der Vereinigung der beiden Abgüsse entstandenen Modell wurde durch Abtragen der linken Wand die Schädelhöhle von aussen her zugänglich gemacht. Nun war der Kammerausguss in dem Kopfabguss richtig aufzustellen. Dieses konnte nur auf einem Umwege geschehen, denn unmittelbare Lagebeziehungen zwischen Kammer und Schädelinnenfläche sind nicht vorhanden. Am Präparat ist die Lage der Kammer zur Gehirnoberfläche unmittelbar, die der

Gehirnoberfläche zur Schädelinnenfläche durch das Relief beider eindeutig bestimmt, also ist die Lage der Kammer zur Schädelinnenfläche durch Vermittlung der Gehirnoberfläche feststellbar. Zur Feststellung der Lage der Kammer zum Gehirn genügte es, die ersten und letzten an der Begrenzung der Kammer beteiligten Gehirnschnitte so über das vordere und hintere Ende des Ausgusses zu schieben, dass Schnitt und Ausguss genau aufeinander passten. Um die Lage dieser jetzt den Kammerausguss tragenden Gehirnschnitte zur Schädelwand und dadurch also auch die Lage des Kammerausgusses selbst zum Schädel zu finden, wurden zuerst die Gehirnschnitte, welche vor dem vorderen Ende der Kammer liegen, in den Schädelausguss eingepasst — der durch die Schrumpfung des Gehirns bedingte Fehler wurde dabei ausgeglichen —, dann wurden die den Ausguss tragenden Schnitte so in die Schädelhöhle eingelegt, dass der erste von ihnen richtig auf den letzten der in die Schädelhöhle bereits eingepassten Schnitte zu liegen kam. Die Stellung der hinteren Gehirnschnitte ergab sich, da sie mit den vorderen, jetzt richtig liegenden Schnitten durch den Kammerausguss unverschieblich verbunden sind, von selbst. Der Kammerausguss war damit richtig in der Schädelhöhle aufgestellt. Er wurde durch eine Gipsunterlage in seiner Stellung festgelegt, die ihn tragenden Gehirnschnitte konnten dann entfernt werden. In Abb. 1 sind die mit dem Perigraphen aufgenommenen Umrisslinien des Kopfes und der Seitenkammer in ihrer Lage zueinander wiedergegeben. Die Frankfurter Horizontale und die Glabella-Inion-Linie sind eingetragen.

Für die am Gehirn des Kopfes 1 aufgetretene Schrumpfung war in letzter Linie das Entkalken verantwortlich zu machen. Um diese Fehlerquelle auszuschliessen, musste ich auf die Plattenrekonstruktion des ganzen Kopfes verzichten, da der nicht entkalkte Kopf nicht in die dazu erforderlichen gleichmässig dünnen Schnitte zerlegt werden konnte. Durch Präpa-

ration und jedesmaliges Abgipsen[1]) der hergestellten Teilpräparate konnte ein grosser Teil der Nachbildungen, und zwar so naturgetreu wie nötig geschaffen werden; für die Platten-

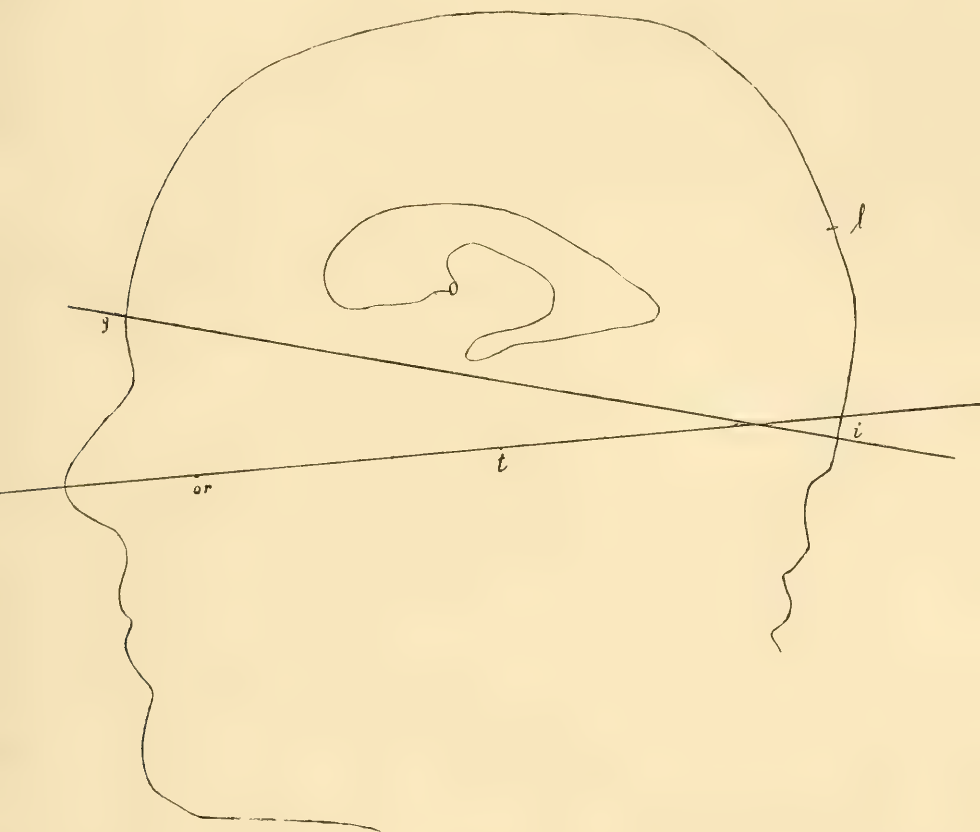


Abb. 1.
Umrisslinie des Kopfes 1 und seiner linken Seitenkammer mittelst des Perigraphen aufgezeichnet g—i = Glabella-Inionlinie, or—t = Frankfurter Horizontale, l = Lambda. ½ nat. Grösse.

rekonstruktion blieben dann nur die Kammer und die Ganglien übrig.

[1]) Bei sämtlichen Gipsarbeiten hatte ich in dem Kunstformer E. Wilbers eine ausgezeichnete Hilfe.

Kopf 2 schied während der Arbeit aus, da der Erhaltungszustand der tieferen Teile des Gehirns nicht befriedigte. Nur einzelne Befunde konnten mit in Betracht gezogen werden. Kopf 3 und 4 dagegen genügten hinsichtlich des Erhaltungszustandes allen Ansprüchen. Ich gebe in folgendem eine genaue Schilderung der bei der Weiterverarbeitung dieser Köpfe im einzelnen angewandten Verfahren, um ein Urteil über ihre Brauchbarkeit für die Lösung der vorliegenden Aufgabe zu ermöglichen.

Am Präparat wurde die sagittale Mittellinie von der Glabella bis zum Inion aufgezeichnet, links die Frankfurter Horizontale gezogen und bis zum Schnittpunkt mit der Glabella-Inionlinie am Hinterhaupt durchgeführt. Ferner wurde auf der linken Kopfhälfte eine Linie von der Glabellargegend aus 1 cm über dem Augenhöhlenrand und gleichlaufend mit ihm bis zur Stirnjochbeinnaht und von da abwärts entlang der hinteren Kante des Jochbeins bis zur Frankfurter Horizontalen gezogen (siehe Taf. 2, Abb. 2a). Dann wurde das ganze Präparat mit einem Gipsmantel umgeben, welcher, um ihn abnehmen und später als Gussform für den Grundstock des herzustellenden Modelles benutzen zu können, gleich in mehreren Teilstücken gearbeitet wurde. Eines dieser Teilstücke entsprach in seiner Ausdehnung der von den auf dem Kopfe aufgezeichneten Linien begrenzten Fläche. Während die übrigen Teile des Gipsmantels bis zur Beendigung der Arbeit liegen bleiben mussten, wurde dieses Teilstück jetzt abgenommen. Die dadurch freigelegte Kopfhaut wurde entlang den aufgezeichneten Linien bis auf den Knochen eingeschnitten, abpräpariert und unter Benutzung des zugehörigen Teilstückes des Gipsmantels als Formstück abgegossen. In entsprechender Weise wurde mit dem nunmehr freigelegten Teile des knöchernen Schädeldaches, darauf mit der harten Gehirnhaut verfahren. Nach Entfernung der Hirnhäute wurden die Querverbindungen

der Grosshirnhälften sowie der linke Hirnstiel durchtrennt, die linke Grosshirnhälfte herausgenommen und ebenfalls abgegossen. Schliesslich wurde die nun freiliegende Fläche des Präparates mit Gips eingedeckt und damit das Schlussstück der Form für den Grundstock des Modelles gewonnen. Das Präparat wurde dann aus seiner Gipsumhüllung herausgeschält. Aus den jetzt freigewordenen Formen wurden die Abgüsse hergestellt. Jetzt konnten die Nachbildungen der Seitenkammern und der Stammganglien in Angriff genommen werden. Dabei sollte das Plattenrekonstruktionsverfahren hauptsächlich deswegen in Anwendung kommen, weil es nicht nur die Form, sondern auch die Lage der Teile zueinander genau wiedergibt. Es war jedoch nicht nötig, die ganze Grosshirnhälfte diesem recht umständlichen Verfahren zu unterwerfen, es erwies sich sogar im Hinblick auf die spätere richtige Aufstellung der Kammernachbildung im Gesamtmodell als zweckmässig, nur den kleinen Teil der Hirnhälfte zu rekonstruieren, der die in Frage kommenden Gebilde einschliesst, die übrigen Teile der Hirnhälfte aber vorher abzutragen und unmittelbar in Gips abzugiessen. Bei der Gelegenheit konnten die für die Rekonstruktion nötigen Richtebenen am Präparat angelegt werden. Die abgetragenen Gehirnteile aber liessen sich zu einem Rahmen zusammensetzen, dessen Abguss das Aufstellen der Rekonstruktionsplatten sowie der Nachbildungen selbst erleichterte (siehe Taf. 1, Abb. 2). Diese Arbeit gestaltete sich im einzelnen wie folgt: zuerst trug ich mit drei glatten Schnitten die über, vor und hinter der Kammer gelegenen Teile des Hirnmantels ab. Diese Schnitte wurden so geführt, dass sie senkrecht auf der mittleren Pfeilebene des Kopfes standen, dass ausserdem die obere Schnittebene parallel mit der Frankfurter Horizontalebene verlief und dass die vordere und die hintere Schnittebene senkrecht auf der oberen stand. Dies erreichte ich auf folgendem Wege: auf der

Aussenseite des Schädeldaches zog ich eine Linie, welche mit der Frankfurter Horizontalen parallel verlief. In das Schädeldach legte ich dann die Hirnhaut und darauf das Gehirn, welches leicht in die richtige Lage zu bringen war, hinein, deckte, um das Herausfallen des Gehirns beim Umdrehen zu verhindern, eine Glasplatte darüber, legte das Präparat mit der Glasplatte nach unten auf die Grundplatte des Schneideapparates, rückte es dicht an die Standplatte desselben heran und stellte es dabei so, dass die auf dem Schädeldach aufgezeichnete Linie parallel zur Fläche der Standplatte zu liegen kam. Schädeldach und Gehirnhaut wurden dann vorsichtig abgehoben, die Seitenplatten des Apparates auf die vorher festgestellte erforderliche Schnittdicke eingestellt und der erste Schnitt geführt. Die Höhe des abgeschnittenen Gehirnstückes betrug bei Kopf 4 32 mm. Nun wurde das Präparat mit Hilfe eines Winkels so gestellt, dass die eben hergestellte Schnittfläche senkrecht zur Fläche der Standplatte verlief. Von seinem Stirn- und Hinterhauptsende wurde dann je ein Stück von 34 mm Länge abgeschnitten. Der so zurecht geschnittene Rest der Grosshirnhälfte, ich will ihn der Kürze halber weiterhin als „Kernstück" bezeichnen, wird also auf vier Seiten von aufeinander senkrecht stehenden Ebenen begrenzt, nur zwei Flächen sind als stehengebliebene Teile der Grosshirnoberfläche unregelmässig gestaltet. Um das Kernstück noch etwas zu vereinfachen, entfernte ich an ihm auch die stehengebliebenen Windungen der die Insel deckenden Oberfläche. Damit war die Vorbereitung des Kernstückes beendet, es war jetzt der „Rahmen" herzustellen. Zu dem Zwecke mussten zuerst die in Betracht kommenden Teilstücke des Präparates, sie sollen als „Rahmenstücke" bezeichnet werden, richtig aufgestellt werden. Da sie ebenso wie das Kernstück mit je einer Seite an der medialen Gehirnfläche Anteil haben, konnte zu ihrer Aufstellung eine Formplatte dieser Fläche, welche ich angefertigt hatte, als das Gehirn noch nicht zer-

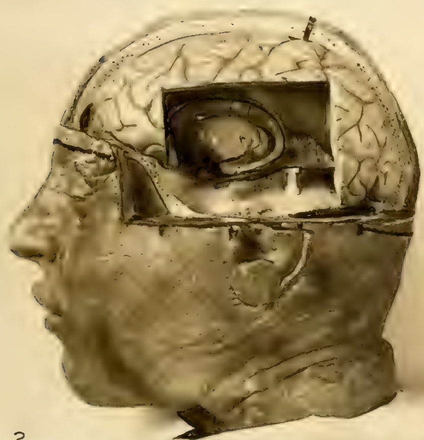
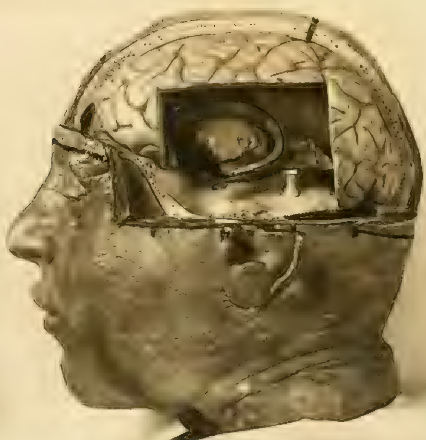
schnitten war, benutzt werden. Ich legte auf diese Platte zuerst das Kernstück, dann die drei Rahmenstücke an ihre durch die Oberflächengestaltung der Platte genau feststellbare Stelle, deckte dann das Ganze von aussen her mit Gips ein und legte dadurch die drei Rahmenstücke fest, entfernte darauf das Kernstück und füllte nun auch den Raum, welchen das Kernstück eingenommen hatte, der also von den Innenflächen der drei Rahmenstücke begrenzt wird, mit Gips aus. Damit war die Form für den Rahmen hergestellt. Der aus ihr gegossene Rahmen (Taf. 1, Abb. 2) besteht im Gegensatz zum Präparat aus einem Stück.

Nachdem ich auch noch einen Abguss des Kernstückes hergestellt hatte, zerlegte ich dasselbe mit Hilfe meiner Schneidevorrichtung in 2,5 (Kopf 3) bzw. 3 (Kopf 4) mm dicke Scheiben, um die körperliche Nachbildung der Aussenfläche des Kernstückes sowie der im Kernstück eingeschlossenen, auf den Schnitten sichtbaren Gebilde nach der Plattenmodelliermethode von Born-Peter ausführen zu können. Die dazu nötigen Zeichnungen, welche neben den Umrisslinien der Kammer- und Stammganglienanteile auch die äusseren Umrisslinien der Scheiben enthalten mussten, wurden angefertigt, nach dem Bornschen Verfahren auf Wachsplatten übertragen und ausgeschnitten. Einzelne Brücken zwischen den Teilen im Innern und der Oberfläche mussten selbstredend stehen bleiben. Beim Zusammenfügen der ausgeschnittenen Wachsplatten fand der „Rahmen" Verwendung. Ich stellte ihn auf der bei seiner Herstellung benutzten Formplatte lagerichtig auf und baute die ausgeschnittenen Wachsplatten der Reihe nach hinein. Die richtige Lagerung dieser Platten zueinander und zum Rahmen war erreicht, wenn die Wachsplatten an den Wänden des Rahmens und an der Formplatte gut anlagen. Die gute Übereinstimmung der Oberfläche des so hergestellten Plattenmodells des Kernstückes mit der Oberfläche des das Präparat ersetzen-

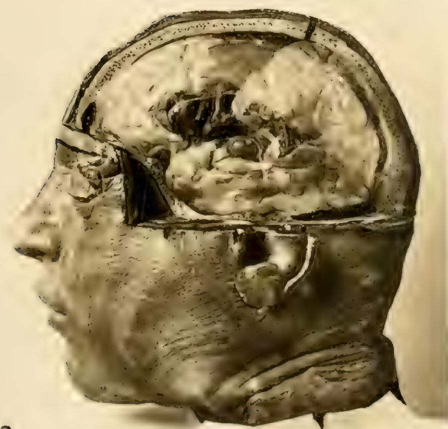
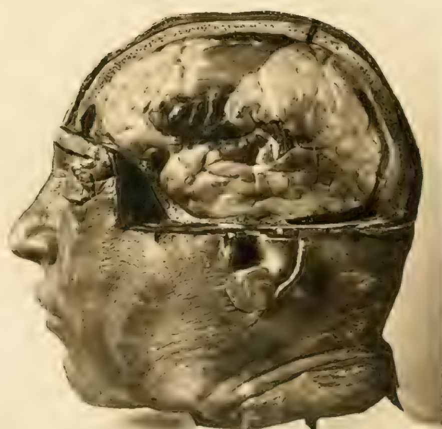
den Abgusses desselben beweist, dass auch die Rekonstruktionen der Ganglien und der Kammer im Innern des Modells richtig sind. Sie wurden durch Abtragen der Aussenwand des Modells freigelegt und überarbeitet. Ihre Lage zu ihrer Umgebung wurde dabei nicht verändert. Auf dem bis dahin eingeschlagenen Wege ist die naturgetreue Form der einzelnen Teile des Modells sowie ihre richtige Lage zueinander und zum Rahmen, d. h. dem Abguss eines Teiles der Grosshirnoberfläche und damit zur Grosshirnoberfläche überhaupt erzielt worden. Durch Brücken aus Wachs verband ich nun die Nachbildungen der Ganglien und der Kammer mit den Innenflächen des Rahmens und sicherte damit vorläufig die Erhaltung der Lage beider Teile zueinander. Ich konnte dann den Rahmen samt den Nachbildungen von der Unterlage abheben und ihn in seine durch seine Oberflächengestalt eindeutig bestimmte Lage auf den Grundstock des Gesamtmodells bringen. Damit kamen auch die mit dem Rahmen übertragenen Wachsnachbildungen der Kammer und der Ganglien in die richtige Lage zum Gesamtmodell. Nunmehr wurden durch Brücken aus Wachs, welche später durch Stützen aus Metall ersetzt wurden, Verbindungen der Wachsnachbildungen mit der der Schädelbasis entsprechenden Fläche des Grundstockes des Gesamtmodells hergestellt. Die Brücken zum Rahmen konnten nun beseitigt, der Rahmen, welcher seinen Zweck erfüllt hatte, abgehoben werden. Damit war die erste Aufgabe gelöst: es war eine in der Form naturgetreue Nachbildung der Seitenkammer des Grosshirns und seiner Stammganglien geschaffen und in einer naturgetreuen Nachbildung des Kopfes lagerichtig aufgestellt (Taf. 16, Abb. 1 u. 2). Diese Nachbildungen können an Stelle des Präparates zur Feststellung der Lagebeziehungen der einzelnen in Frage kommenden Teile zueinander verwandt werden. Ich bin mir bewusst, dass auch die von mir hergestellten Nachbildungen nicht fehlerfrei sind. Einige




1

2

3

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Neue Photographische Gesellschaft A.-G., Berlin-Steglitz.

in den angewandten Verfahren begründete Fehlerquellen liessen sich nicht gänzlich ausschalten; doch habe ich durch fortgesetzte Vergleiche mit dem Präparate während der Bearbeitung die Fehler möglichst früh erkennen und auszugleichen versucht. Ich glaube bei meinen Nachbildungen den Grad von Genauigkeit erreicht zu haben, der für ihren Zweck genügt. Übergenau arbeiten hat keinen Sinn: es ist wertlos, mit einem einzelnen Millimeter zu rechnen bei Gebilden, deren Variationsbreite nach Zentimetern gemessen wird.

In der Form stimmen meine Nachbildungen der Seitenkammer im wesentlichen mit den Abbildungen, welche Retzius (27) und Harvey (14) geben, überein; die grossen Unterschiede aber zwischen meinen Bildern und denen von Barrat (4), Spitzka (28), Symington (29), Testut (31) und Wilson (35) lassen mir Zweifel aufkommen, ob deren Abbildungen richtig sind bzw. normale Fälle darstellen. Vor allem gilt dies für Spitzkas Fall 1, auch hinsichtlich der Form des Schädels, für Barrats in Holz geschnitzte Nachbildung und Testuts Wachsausguss.

Um eine Vorstellung von den individuellen Schwankungen der Grösse der Kammer zu bekommen, habe ich bei 60 der Form nach gutgebildeten Grosshirnhälften die Länge der Kammer, die Entfernung des vorderen Endes der Vorderbucht von dem Stirnpol, des hinteren Endes der Hinterbucht und des vorderen Endes der Schläfenbucht von dem Hinterhauptspol gemessen. Die Einzelzahlen sind aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich. Die Gehirne sind darin nach der Länge der linken Grosshirnhälfte geordnet.

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass die Länge der untersuchten Gehirne zwischen 155 und 180 mm, die Länge ihrer Seitenkammer aber zwischen 66 und 110 mm also beträchtlich stärker schwankt. Die mittlere Länge der Kammer beträgt 85 mm. Im allgemeinen nimmt mit der Länge des Gehirns auch

	Grösste Länge der Gehirnhälfte	Länge der Seitenkammern	Entfernung des vorderen Endes der Seitenkammer vom Stirnpol	Entfernung des hinteren Endes der Seitenkammer vom Hinterhauptspol	Entfernung des vorderen Endes der Schläfenbucht der Seitenkammer vom Hinterhauptspol		Grösste Länge der Gehirnhälfte	Länge der Seitenkammern	Entfernung des vorderen Endes der Seitenkammer vom Stirnpol	Entfernung des hinteren Endes der Seitenkammer vom Hinterhauptspol	Entfernung des vorderen Endes der Schläfenbucht der Seitenkammer vom Hinterhauptspol
1	156	83	37	36	87	31	169	92	44	33	101
2	157	66	37	53	100	32	167	83	42	42	98
3	157	76	39	42	90	33	169	84	37	48	89
4	157	77	37	43	92	34	172	81	43	48	97
5	157	89	43	25	86	35	171	87	39	45	109
6	159	88	46	25	88	36	167	83	38	46	108
7	157	99	36	23	87	37	171	86	47	38	100
8	160	91	37	32	90	38	172	77	46	49	100
9	159	69	38	52	95	39	171	104	40	27	98
10	155	74	37	44	87	40	172	88	40	44	98
—	—	—	—	—	—	41	172	88	38	46	100
11	159	83	42	33	87	42	170	85	36	49	98
12	160	91	24	45	92	43	172	102	33	36	102
13	159	75	37	47	97	—	—	—	—	—	—
14	160	73	38	49	95	44	172	81	42	49	92
15	159	74	37	48	92	45	174	84	41	49	102
16	161	81	35	45	94	46	174	91	40	43	109
17	163	77	39	47	94	—	—	—	—	—	—
18	164	78	38	48	102	47	174	92	40	42	102
19	170	78	41	51	99	48	178	92	43	43	100
20	165	72	42	51	96	49	175	92	33	50	—
21	166	79	39	49	98	50	173	105	35	33	
22	166	96	37	33	101	51	175	110	41	23	100
—	—	—	—	—	—	52	180	90	35	55	104
23	166	82	40	44	100	53	175	81	41	53	112
24	163	75	46	42	97	54	176	85	40	51	109
25	166	81	40	45	101	55	178	89	38	51	108
26	166	81	38	47	103	56	176	85	38	53	106
27	167	89	34	44	94	57	179	89	42	48	123
28	167	81	35	51	—	58	179	88	42	49	104
29	167	79	41	47	97	59	179	91	43	45	100
30	168	79	36	53	105	60	179	73	43	64	100

Mittelzahlen für Gehirn:

1—20	160	80	38	42	93						
21—40	168	84	40	44	95	1—60	168	85	39	44	94
41—60	175	90	39	47	94						

die der Kammer zu, wie aus der Berechnung der Mittelzahlen für Gehirn 1—20 gleich 80 mm, Gehirn 21—40 gleich 84 mm und Gehirn 41—60 gleich 90 mm hervorgeht. Diese Regel trifft jedoch nicht für jeden Einzelfall zu, so z. B. hat das kurze Gehirn 7 eine Kammerlänge von 99 mm, während das lange Gehirn 60 eine Kammerlänge von nur 73 mm aufweist. Aus den Spalten 3, 4 und 5 der Zusammenstellung ergibt sich, dass die Schwankungen in der Länge der Hinterbucht erheblicher sind wie die der Stirn- und Schläfenbucht: die Entfernung des vordersten Endes der Stirnbucht vom Stirnpol schwankt zwischen 24 und 47 mm und beträgt im Mittel 39 mm, die Entfernung des hinteren Endes der Hinterbucht vom Hinterhauptspol schwankt zwischen 23 und 64 mm, beträgt im Mittel 44 mm, die entsprechenden Zahlen für die Schläfenbucht lauten 86 bis 123 und 94 mm. Es betragen also die Unterschiede in der Länge der Gehirne 25 mm, in der Länge der Kammer 44 mm, der Abstände der Kammer von dem Pol im Stirnhirn 23 mm, im Schläfenhirn 37 mm, im Hinterhauptshirn 41 mm. Die Kammerlänge ist im allgemeinen ungefähr gleich der Hälfte der Gehirnlänge, die Kammer liegt aber nicht genau in der Mitte der Gehirnlänge, sondern etwas gegen den Stirnpol verschoben.

Der Rauminhalt meiner beiden Nachbildungen beträgt durch Wasserverdrängung festgestellt 9 bzw. 10 ccm. Meine Zahlen sind kleiner als die von Harvey (15) aus 10 Fällen für die linke Seitenkammer berechnete Mittelzahl mit 15,08 ccm, doch fallen sie in dessen Zahlenreihe (3,5—42,3! ccm) hinein. Die einzelnen Teile der Kammer sind, wie aus den Figuren ersichtlich ist, und auch von den meisten Untersuchern betont wird, in der Weite recht ungleich. Der untere Teil der Vorderbucht wird vom Kopfteil des Schwanzkernes oft so stark zusammengepresst, dass seine Wandungen aufeinander liegen und gelegentlich, auch ohne dass entzündliche Erscheinungen nachzuweisen sind, miteinander verklebt sind. Die

Einziehung an der unteren Kante der Vorderbucht, welche am Ausguss oft besonders deutlich ist, so bei Haeberlins Abbildung 1 und 3, ist darauf zurückzuführen. Im übrigen hat die Vorderbucht stets eine deutliche Lichtung. Auch der Stammteil der Kammer weist stets eine gute Lichtung auf, besonders geräumig aber ist, worauf bereits verschiedene Forscher (Symington, Haeberlin u. a.) hingewiesen haben, der Teil der Kammer, von dem aus nach hinten die Hinterbucht, nach unten die Schläfenbucht abgeht, das Kammerdreieck. Wenn aber Symington und nach ihm Haeberlin zu der Anschauung kommen, dass die Schläfenbucht ebenso wie die Hinterhauptsbucht „als wirkliche Hohlräume nur an hydrocephalischen Gehirnen und als Artefakte am gehärteten Material existieren", so kann ich dem nicht zustimmen. Haeberlin stützt sich auf seine Beobachtungen an frischem Material. Er hat die Köpfe halbiert, vom Zwischenkammerloch aus eine Aufschüttelung von Bismuthum subnitricum in Wasser injiziert und dann die Schädel in leichten Schaukelbewegungen solange hin- und hergeschüttelt, bis alles Wismut sedimentiert war. Haeberlin ist der Meinung, dass er dabei einwandfreie Ergebnisse erhalten hat. Ich glaube, dass Haeberlins Verfahren gänzlich ungeeignet ist. Das frische Gehirn ist viel zu weich und zu schwer, als dass sich tief in seinem Innern Hohlräume erhalten können, wenn der Innendruck wegfällt. Bei der Stellung, welche Haeberlin seinen Köpfen zur Füllung der Kammern mit Wismut und zur Röntgenaufnahme gibt, liegen die Verhältnisse für Hinter- und Unterbucht am ungünstigsten. Beide sind dann von grösseren Gehirnmassen überlagert, deren Gewicht sicher genügt, die Kammerwände aufeinander zu pressen und dadurch das Eindringen von Wismut zu verhindern. Anderseits sehe ich nicht ein, warum Haeberlin auch die Formolhärtung ablehnt. Gerade Formol scheint mir hier am wenigsten bedenklich zu sein, denn Formol führt ja keine

Schrumpfung, sondern, vor allem in verdünnter Lösung, höchstens eine Quellung der Gehirnmasse herbei, es wird mithin niemals eine Erweiterung, sondern eher eine Verengerung der Kammerräume bedingen. Auch die Bedenken, welche Haeberlin gegen die Ausgussverfahren erhebt, scheinen mir zum mindesten übertrieben zu sein, denn ein mit Formol gut gehärtetes Gehirn ist auch gegen das schwere Woodsche Metall widerstandsfähig genug, um eine künstliche Erweiterung der Höhlen, vor allem der Hinterbucht, die ja von grösseren Gehirnmassen rundherum eingeschlossen ist, zu verhindern. Wenn also mit Hilfe der erwähnten Verfahren die Hinterbucht und die Schläfenbucht sich als wirkliche Hohlräume nicht nur als kapillare Spalten darstellen lassen, so liegt kein Grund vor, darin von vornherein krankhafte Veränderungen oder Kunstprodukte zu erblicken. Allerdings ist die Ausdehnung der Hinterbucht recht verschieden, bald ist sie lang, dabei weit und geräumig, bald auch schmal und dünn, gelegentlich ganz kurz und abgestutzt. In diesem Falle sind ihre Wandungen auf weite Strecken miteinander verklebt. An der Schläfenbucht dagegen hat nur das vordere hakenförmig nach unten abgebogene Ende gelegentlich durch Verkleben der Wände seine Lichtung verloren. Den übrigen Teil der Bucht aber hält, wie ich glaube annehmen zu dürfen, das in ihn vorgeschobene Adergeflecht durch die ständige Absonderung von Gehirn-Rückenmarksflüssigkeit stets wegsam. Vielleicht ist das häufige Verkleben der Wandung an den vorher erwähnten Stellen auf das Fehlen des Adergeflechtes dort zurückzuführen. Auch Symingtons Urteil, auf das sich Haeberlin beruft, ist mir nicht massgebend, da Symington sich des Gefrierverfahrens bedient hat, was, wie Froriep (12) nachwies, Symington (30) allerdings bestreitet, keineswegs einwandfrei ist. Hinsichtlich seiner Abb. 7 stimme ich Haeberlin zu in der Meinung, dass es sich da um eine stark erweiterte Kammer handelt. Haeberlin nimmt Dehnung

durch das eingebrachte Quecksilber an, leider gibt er nicht die angewandte Härtungsflüssigkeit an. Das Bild macht mir mehr den Eindruck eines durch die Härtungsflüssigkeit geschrumpften Präparates. Bei guter Formolhärtung wäre sicher keine solche Dehnung der Kammer durch das Gewicht des Quecksilbers zustande gekommen.

Die Lage der Seitenkammern zu den Gebilden ihrer nächsten Umgebung, vor allem zu den Stammganglien, wird durch meine Nachbildungen bzw. deren stereoskopische Bilder auf Taf. 16, Abb. 2 zur Anschauung gebracht. Wie diese Abbildung lehrt, füllt der Schwanzkern die Nische an der Aussenseite der Vorderbucht und des Stammteiles der Kammer aus. Sein nach unten, dann nach vorn sich wendender Schwanz schiebt sich von dem Stammteil der Kammer unmittelbar auf die Schläfenbucht über, deren vorderes Ende er nicht erreicht. Es sei hier darauf hingewiesen, dass der Schwanz des Schwanzkernes im Dach der Schläfenbucht der Kammer zu suchen ist, nicht medial von ihr, wie das auf einigen Abbildungen in Lehrbüchern und auf Taf. 28 von Hermanns „Gehirn und Schädel" dargestellt ist, wo der Kern des seitlichen Kniehöckers mit dem Durchschnitt des Schwanzes des Schwanzkerns verwechselt wurde. Auf Hermanns Tafel 41 sind die Bezeichnungen richtig. In meinen Nachbildungen ist aus technischen Gründen der Schwanz des Schwanzkernes etwas stärker dargestellt als er am Präparat war. Der Linsenkern, der mit dem Kopf des Schwanzkernes zusammenhängt und in der vorderen Hälfte seines unteren Randes eine durch die vordere Querverbindung hervorgerufene Einziehung trägt, liegt in dem vom Schwanzkern fast völlig eingerahmten Raum. Der Spalt zwischen ihm und dem Schwanzkern wird von der Fasermasse der inneren Kapsel ausgefüllt, deren Knie medial von der Mitte des Linsenkerns zu suchen ist. Es deckt also das Stammganglion in der Ansicht von der Seite

her die Vorderbucht und den Stammteil der Seitenkammer zu, während es den vorderen und oberen Rand der Kammer, das Kammerdreieck, die Hinterbucht und die Schläfenbucht frei lässt. Zwischen dem hinteren Rande des Linsenkernes und dem Schwanzkern ist an den Nachbildungen der Sehhügel sichtbar.

Die Einziehung der äusseren Grenzlinie der Kammer unmittelbar über, in einigen Fällen auch hinter dem Kammerdreieck wird durch Faserbündel der grossen Querverbindung hervorgerufen, welche dort vorüberziehen. Dass die Sehstrahlung auf dem Wege vom Sehhügel zu ihrem Rindenfeld über die Biegung des Schwanzes des Schwanzkernes hinweggeht und an der Aussenseite der Hinterbucht der Kammer und ihr dicht anliegend vorbeizieht, bedarf kaum der Erwähnung. Die Erörterung weiterer topographischer Einzelheiten dieser Gegend kann, da diese praktisch nicht von Bedeutung sind, unterbleiben.

Die Lagebeziehungen der Kammern und Stammganglien zu den Oberflächen des Gehirns, Schädels und Kopfes lassen sich wegen der Entfernung der aufeinander zu beziehenden Gebilde und wegen der verhältnismässig komplizierten Form ihrer Flächen nur schwer beschreiben. Verständlicher jedenfalls sind die bildlichen Darstellungen, doch auch diese wird man, sollen sie verwertbar sein, möglichst einfach gestalten. Am übersichtlichsten und damit zugleich den praktischen Bedürfnissen am besten Rechnung tragend sind die Projektionsbilder der Gebilde in der Tiefe auf den Oberflächen. Solche Bilder sind bereits in den Arbeiten von Jenkins, Spitzka, Symington, Barrat, Wilson, Thane und Hermann veröffentlicht. Auch die Haeberlinschen Röntgenbilder sind Projektionsbilder. Von den verschiedenen Projektionsmöglichkeiten kommt für unsere Zwecke nur die Parallelprojektion in Betracht bei einer auf einer der drei Hauptebenen des Kopfes senkrecht stehenden Projek-

tionsrichtung. Bei der Beurteilung der Projektionsbilder ist folgendes zu beachten: die Parallelprojektion gibt nur dann naturgetreue Bilder, wenn der zu projizierende Gegenstand in einer Ebene liegt, wenn die Projektionsfläche gleichfalls eben ist und wenn die beiden Ebenen parallel zueinander stehen. Jedes Abweichen von diesen Voraussetzungen verursacht eine Verzerrung des Bildes. Alle Projektionsbilder auf den Oberflächen des Kopfes sind also mehr oder weniger verzerrt. Am günstigsten liegen noch die Verhältnisse in der Schläfengegend, auf die ich mich deshalb gleich anderen Forschern bei meinen Darstellungen beschränken will. Die bisher veröffentlichten Projektionsbilder der Seitenkammern auf den Flächen des Kopfes sind unter teilweiser Benutzung von Lichtbildern auf zeichnerischem Wege nach mehr oder weniger genau arbeitenden Verfahren hergestellt. Sie sind mit Ausnahme der Hermannschen Bilder sehr wenig plastisch. Meine körperlichen Nachbildungen liessen sich zur unmittelbaren und daher durchaus genauen Übertragung der Umrisslinien der Kammern auf die Oberfläche benutzen. Die Lichtbilder der mit den Kammerumrissen versehenen Oberflächen (Taf. 17) wirken genügend körperlich. Das Verfahren ist einfach: Die Nachbildung des Kopfes wird so aufgestellt, dass ihre mittlere Pfeilebene senkrecht auf einer als Unterlage dienenden wagerechten Platte steht (Abb. 2). Auf der Platte wird eine Schiene (s) parallel laufend mit der Pfeilebene des Kopfes befestigt. Hinter der Schiene wird ein Gestell aufgestellt (man kann dazu das Gestell des Klaatschschen Perigraphen benutzen), welches aus einem vorn abgeschliffenen Fuss und einem darauf senkrecht stehenden, vierseitig prismatischen Stabe (S s) besteht. Der Stab trägt einen wagerechten kurzen Balken (B), welcher durch ein Zahngetriebe in senkrechter Richtung an der Seite des Stabes verschoben werden kann. Auf der oberen Fläche des Balkens B kann ein Stab (S h) genau wagerecht verschoben werden. Zur Herstellung

der Projektionsbilder wird das Gestell so aufgestellt, dass die ebene Fläche seines Fusses an der Schiene anliegt. Darauf wird der wagerechte Stab S h in der Höhe so eingestellt und so weit vorgeschoben, dass er an einer beliebigen Stelle den Rand der Kammer berührt. Dann wird der Stab zurückgezogen, der Abguss der betreffenden Oberfläche, z. B. des Gehirns, auf den Grundstock des Modells aufgesetzt und der Stab soweit vorge-

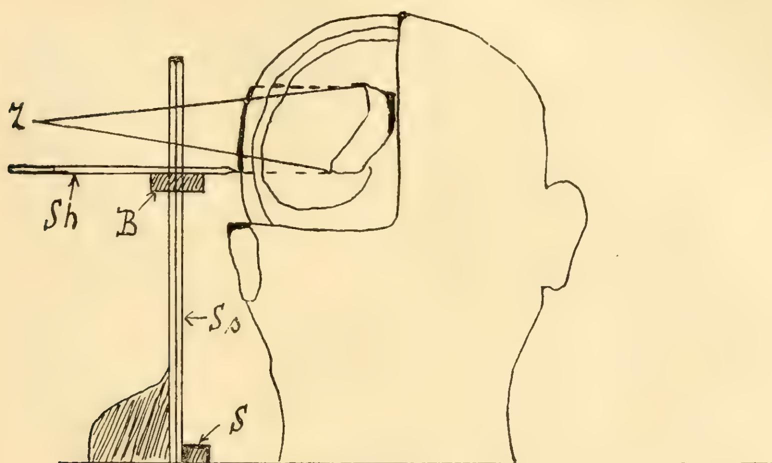


Abb. 2.
Schema für zentrale und parallele Projektion der Kammer auf die Kopfoberfläche. S = Schiene, S s = senkrechter Stab, B = horizontaler Führungsbalken, S h = horizontaler, verschieblicher Stab, z = Strahlengang bei zentraler Projektion. 1/4 nat. Grösse.

schoben, bis er den Abguss berührt. Der Berührungspunkt wird bezeichnet. Durch Verschieben des Gestelles entlang der Schiene wird so Punkt für Punkt des Kammerrandes auf die betreffende Oberfläche übertragen. Dieses Punktierverfahren liefert durchaus einwandfreie Bilder. Ein an dem Stab S h angebrachter Massstab erlaubt Tiefenmessungen vorzunehmen.

Das Projektionsbild der Kammer auf der Gehirnoberfläche liegt bei Kopf 3 (Taf. 17, Abb. 2 c) etwas

tiefer wie bei Kopf 4 (Taf. 17, Abb. 1 c). Bei Kopf 3 fällt die Stelle des Zwischenkammerloches unter die seitliche Gehirnspalte, bei Kopf 4 unmittelbar darüber, in beiden Fällen in die Gegend des Fusses der vorderen Zentralwindung. Von da aus wendet sich die Umrisslinie nach vorn und schneidet die seitliche Gehirnspalte in der Gegend des Abgangs des vorderen Astes derselben, geht über das Dreieck der unteren Stirnwindung hinweg, schneidet die beiden Zentralwindungen und läuft, bei Kopf 3 weiter nach vorn wie bei Kopf 4, über die seitliche Hirnspalte zurück schräg abwärts nach hinten in den Bereich des Schläfenhirns. Das Projektionsbild des Kammerdreiecks sowie der Hinterbucht der Kammer fällt in die Gegend des hinteren Drittels der ersten und zweiten Schläfenwindung, das der Unterbucht liegt in seiner ganzen Länge auf der zweiten Schläfenwindung. Die untere Begrenzungslinie des Stammteiles der Kammer liegt bei Kopf 3 unterhalb der seitlichen Gehirnspalte, bei Kopf 4 oberhalb derselben. Eine wesentliche Übereinstimmung mit meinen Bildern finde ich nur bei Spitzkas Fall 2. Die Richtigkeit der Darstellung Barrats, Symingtons und Wilsons muss ich nach meinen bisherigen Befunden bezweifeln. —

Auf dem Schädeldach (Taf. 17, Abb. 1 b u. 2 b) liegt bei beiden Köpfen der grösste Teil des Projektionsbildes der Kammer auf dem Scheitelbein. Bei Kopf 3 fällt die Stelle des Zwischenkammerloches in den Bereich der Schuppennaht am oberen Rande des Schläfenbeins. Die untere Umrisslinie läuft nach vorn, an der Schuppennaht entlang, biegt nach vorn und oben von ihr ab, um auf das Scheitelbein überzugehen. Dort kommt sie dicht an die Kranznaht heran. Stammteil, Kammerdreieck, Hinterbucht und Anfang der Schläfenbucht liegen auf dem Scheitelbein, erst die Linien der vorderen Hälfte der Schläfenbucht treten wieder auf das Schläfenbein über. Bei Kopf 4 fällt das Zwischenkammerloch auf das Schläfenbein nahe dem oberen Rande. Die untere Grenzlinie der Vorderbucht geht vom

Schläfenbein über den grossen Flügel des Keilbeins an seiner Scheitelbeinecke hinweg auf das Scheitelbein über. Der vordere Rand geht bis an die Kranznaht heran. Stammteil, Kammerdreieck und Hinterbucht liegen im Bereich des Scheitelbeins, die Schläfenbucht aber liegt im Gegensatz zu Kopf 3 in ihrer ganzen Ausdehnung auf der Schuppe, auch ein Teil des Kammerdreiecks liegt bereits auf der Schuppe. Diese Unterschiede sind bedingt durch die stärkere Entfaltung der Schuppe des Schläfenbeins bei Kopf 4. Die Schädelnähte sind also nicht geeignet, sichere Anhaltspunkte für das Aufsuchen der Kammer zu geben. Meine beiden Fälle zeigen eine im allgemeinen gute Übereinstimmung mit den Bildern von Jenkins und Hermann und mit Spitzkas Fall 2. Auch Symingtons Abbildung dürfte, abgesehen von der Form der Kammer, annähernd richtig sein. Auf Thanes Abbildung dagegen ist die Kammer zu weit nach vorn verlagert. —

Auch auf der äusseren Oberfläche (Taf. 17, Abb. 1 a u. 2 a) des Kopfes liegt das Projektionsbild der Kammer in meinem Fall 3 erheblich tiefer wie in Fall 4. Von der Frankfurter Horizontalen ist der obere Kammerrand bei Kopf 3 67 mm, bei Kopf 4 aber 77 mm entfernt, dagegen ist die Entfernung dieses Randes von der sagittalen Mittellinie in beiden Fällen fast gleich, und zwar 98 und 100 mm, was besonders zu beachten ist. Ich werde weiter unten (s. S. 506) darauf zurückkommen. Zu einigen auf der Oberfläche zu ziehenden Hilfslinien haben die Projektionsbilder beider Köpfe annähernd die gleiche Lage. Die Verbindungslinie zwischen dem Ohrpunkt (Tragion) und der Mitte des sagittalen Glabella-Inionbogens kreuzt die Schläfenbucht und schneidet den Stammteil der Kammer etwas hinter seiner Mitte. Die horizontale Glabella-Inionlinie berührt das vordere Ende der Schläfenbucht. Eine Senkrechte auf dem Jochbogen, daumenbreit hinter dem hinteren Rande des Jochbeins errichtet, be-

rührt die Vorderbucht. Verbindet man die Mitte des sagittalen Glabella-Inionbogens mit dem erwähnten Punkte auf dem Jochbogen, fünftelt man diese Verbindungslinie und zieht man durch die Grenze zwischen dem dritten und vierten Fünftel vom Scheitel aus gemessen eine Parallele zu dem Jochbogen, so berührt diese Linie den oberen Rand des Projektionsbildes der Kammer. Eine mit dem Jochbogen gleichlaufende Linie durch die Mitte des unteren Fünftels geht unter der tiefsten Stelle der Schläfenbucht hindurch. Die von Poirier (26) gemachten Angaben, welche Chippault (7) wiederholt, dass die Seitenkammer begrenzt würde durch zwei Horizontallinien, von denen die eine 5 cm, die andere 2 cm oberhalb des Jochbogens verläuft, stimmen in meinen Fällen nicht. Poiriers vordere Senkrechte auf der Grenze des ersten und zweiten Drittels des Jochbogens fällt mit der von mir angegebenen Linie zusammen, Poiriers hintere Senkrechte wird bei der grossen Schwankung in der Länge der Hinterbucht nur für einen Teil der Fälle richtig sein. Die obere Ebene Poiriers liegt zu tief. Abgesehen davon ist es nicht zweckmässig, sich bei den topographischen Angaben auf absolute Masse festzulegen. Die Massunterschiede in den Einzelfällen sind dafür viel zu gross. —

Die engen Lagebeziehungen der Stammganglien zur Seitenkammer (s. S. 494) finden naturgemäss ihren Ausdruck darin, dass die Projektionsbilder beider auf den Oberflächen des Kopfes sich teilweise decken. Auf die Gehirnoberfläche projiziert verläuft die Aussengrenze des Stammganglion, welche eine annähernd ovale Fläche einschliesst, von der oberen Schläfenwindung aus schräg nach vorn und oben über die seitliche Hirnspalte an der Stelle des Abganges ihres vorderen Astes hinweg, biegt nach oben und rückwärts um, geht über das Dreieck der unteren Stirnwindung hinweg, schneidet die beiden Zentralwindungen etwa in der Mitte ihres unteren Drittels, überschreitet dicht hinter der Verlängerung der hinteren Zentral-

furche nach unten die seitliche Gehirnspalte wieder, schneidet die erste Schläfenwindung und läuft, nach vorn umbiegend, der zweiten Schläfenwindung entlang. Das Projektionsbild deckt mithin die mittlere Gegend der seitlichen Hirnspalte, darüber das hintere Drittel der unteren Stirnwindung, die unteren Teile der vorderen und hinteren Zentralwindung, etwa die mittleren drei Fünftel der oberen Schläfenwindung und die angrenzenden Teile der oberen Hälfte der zweiten Schläfenwindung.

Auf dem Schädeldach deckt das Projektionsbild des Stammganglions den oberen Teil der Schuppe des Schläfenbeins sowie den angrenzenden Teil des Scheitelbeins. Am Kopf 3 liegt der grössere Teil des Bildes auf dem Scheitelbein, bei Kopf 4 dagegen auf dem Schläfenbein.

Die auf der äusseren Oberfläche des Kopfes für das Projektionsbild der Seitenkammer gezogenen Horizontallinien können ebenso wie die vordere senkrechte Linie auch für die Bestimmung der Lage des Stammganglion Anwendung finden. Eine gleichlaufend mit der vorderen Senkrechten, unmittelbar hinter dem Ohrānsatz nach oben gezogene Linie berührt den hinteren Rand des Schwanzkernes. In der Mitte des so begrenzten Rechtecks liegt der Linsenkern, der in der Breite etwa drei Fünftel, in der Höhe etwa die Hälfte des Raumes einnimmt. Eine vom Ohrpunkt (Tragion) senkrecht nach oben gezogene Linie halbiert den Linsenkern, gibt gleichzeitig die vordere Grenze des Sehhügels, die Lage des Knies der inneren Kapsel an, während die hintere Senkrechte hinter dem hinteren Ende des Sehhügels vorbeizieht.

Die besprochenen Projektionsbilder der in der Tiefe gelegenen Gehirnteile auf den Oberflächen werden Verwendung finden können, wenn es sich darum handelt, auf der betreffenden Oberfläche Stellen ausfindig zu machen, von denen aus man die Gebilde in der Tiefe sicher erreichen kann, eine wirklich körperliche Vorstellung dieser Gebilde in ihrer Lage inner-

halb des Gehirns oder der Schädelhöhle vermögen diese Projektionsbilder nicht zu erwecken. Richtige körperliche Vorstellungen können nur durch stereoskopische Bilder ausgelöst werden. Es lag also nahe, zu versuchen, durch Vereinigung eines stereoskopischen Bildes der Gebilde in der Tiefe mit einem von derselben Stelle aus aufgenommenen stereoskopischen Bilde der zugehörigen Oberfläche die gewünschte Wirkung herbeizuführen. Am einfachsten glaubte ich dies erreichen zu können dadurch, dass ich auf ein und dieselbe Platte nacheinander die beiden stereoskopischen Aufnahmen machte. Das Ergebnis war überraschend (Taf. 16, Bild 3): Die Oberfläche erscheint im Bilde körperlich durchaus richtig, aber völlig durchsichtig; die im Innern gelegenen Gebilde waren durch die Oberfläche hindurch deutlich zu erkennen und wirkten selbstverständlich ebenfalls körperlich. Ihre Lage und Entfernung von der Oberfläche kann richtig eingeschätzt werden. Beim Betrachten des Bildes hat man also den Eindruck, den man haben würde, wenn die äusseren Schichten des Präparates aus einem durchsichtigen Stoffe hergestellt wären. Die Aufnahmetechnik ist einfach. Es ist ganz gleichgültig, welche von beiden Aufnahmen man zuerst macht. Es muss nur dafür gesorgt werden, dass beim Auflegen oder Abnehmen der Nachbildung der betreffenden Oberfläche keine Verschiebung der übrigen Teile des Präparates eintritt, und dass der Abguss der Oberfläche völlig richtig zu liegen kommt. Das macht bei meinen Nachbildungen, deren Einzelteile genau zueinander passen, keine Schwierigkeiten. Nachträglich fand ich, dass das Verfahren, nach dem ich in grösseren photographischen Werken vergebens gesucht hatte, bereits von Heine (16, 17) angewandt worden ist, und dass schon vor ihm, ihm anfänglich gleichfalls unbekannt, Much solche Aufnahmen gemacht hat [1]). Jedenfalls ist das Verfahren gerade bei topographisch-anatomischen Unter-

[1]) Auch einige Bilder des „Edinburgh stereoscopical Atlas of Anatomy“ sind nach diesem Verfahren hergestellt.

suchungen sehr gut verwendbar. Es liefert schliesslich auch Projektionsbilder, jedoch sind die Bilder nicht parallel, sondern zentral projiziert. Sie wirken also perspektivisch richtig und sind deshalb besonders geeignet, eine richtige Vorstellung von der Lage der in Frage kommenden Teile zueinander zu geben, können aber die parallel-projizierten Bilder nicht ersetzen, wenn es sich um eine einwandfreie Übertragung der Umrisslinien der in der Tiefe gelegenen Gebilde auf die zugehörige Oberfläche handelt.

Die Frage, ob zwischen der Lage der Seitenkammer und der Form des Kopfes Wechselbeziehungen bestehen, lässt sich selbstverständlich nur an der Hand einer grossen Zahl von Einzelfällen lösen. Da die beiden von mir genauer untersuchten Köpfe sich, wie auf Seite 478 ausgeführt wurde, in der Form wesentlich unterscheiden, ist es im Hinblick auf obige Frage immerhin von Belang, die Lageunterschiede der Seitenkammern beider Köpfe genau festzustellen. Zu dem Zwecke zeichnete ich mit Hilfe des Perigraphen die Sagittalkurven beider Köpfe auf, trug Glabella, Bregma, Lambda, Inion, Orbitale und Tragion ein und zog die Frankfurter Horizontale und die Glabella-Inionlinie. Ferner zeichnete ich gleichfalls mit dem Perigraphen in beide Kurven die Umrisslinien des Gehirns, die Zentralfurchenlinie und die Umrisse der Kammer ein. Darauf pauste ich die beiden Zeichnungen so übereinander, dass die Ohrpunkte aufeinander fielen und die Frankfurter Horizontalen sich deckten (Abb. 3). Auf dieser Zeichnung treten neben den Unterschieden in der Form der Köpfe die Unterschiede in der Lagerung des Gehirns und der Kammer deutlich hervor. Im einzelnen ist zu beachten, dass das Inion, das Lambda und das Bregma des Kopfes 3 hinter und unter den entsprechenden Punkten des Kopfes 4 liegen. Auch die Zentralfurche des Gehirnes 3 liegt hinter der des Gehirnes 4 und verläuft weniger steil. Das Gehirn des Kopfes 3 gehört also hinsichtlich seiner Lage und

Form dem okzipitopetalen Typus F r o r i e p s (11) an, während das Gehirn des Kopfes 4 sich mehr dem frontipetalen Typus

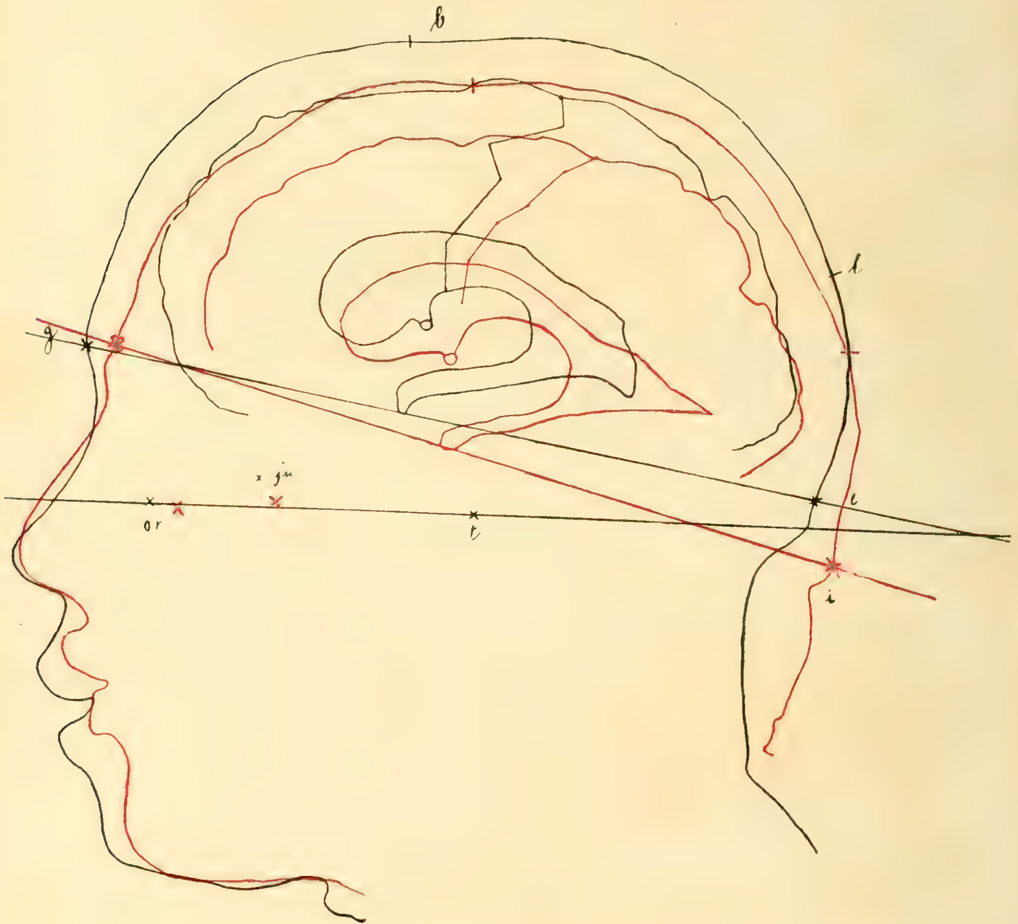
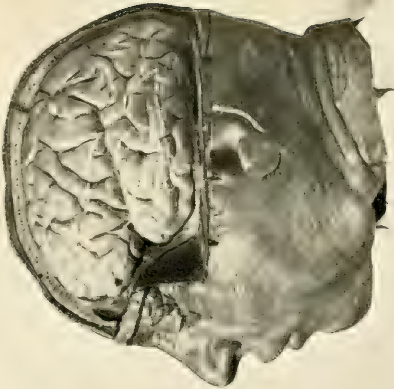


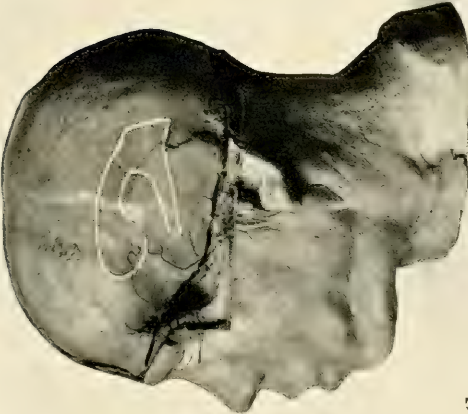
Abb. 3.
Umrisslinien des Kopfes 3 (rot), des Kopfes 4 (schwarz). Es sind eingetragen die Umrisse der Mantelkante des Gehirns, der linken Seitenkammer, der Verlauf der Zentralfurche, die horizontale Glabella-Inionlinie, die Frankfurter Horizontale. or = Orbitale, t = Tragion, ju = Jugale, g = Glabella, i = Inion, l = Lambda, b = Bregma. Die Frankfurter Horizontalen beider Köpfe sind zur Deckung gebracht. Etwa 1/2 natürl. Grösse.



1c



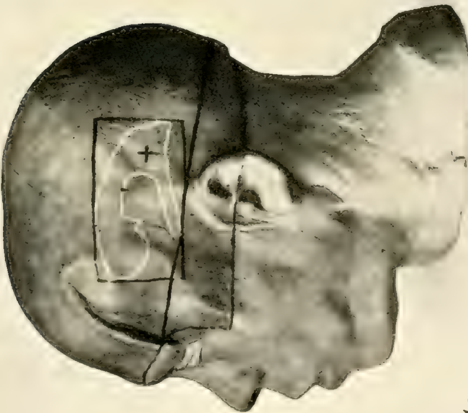
2c



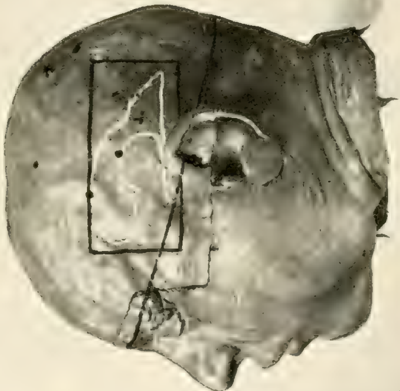
1b



2b



1a



2a

nähert. Die Verschiebung der Teile nach hinten und unten tritt deutlich auch an der Lage der Kammern zutage. Die Entfernung des oberen Kammerrandes von der Frankfurter Hori-

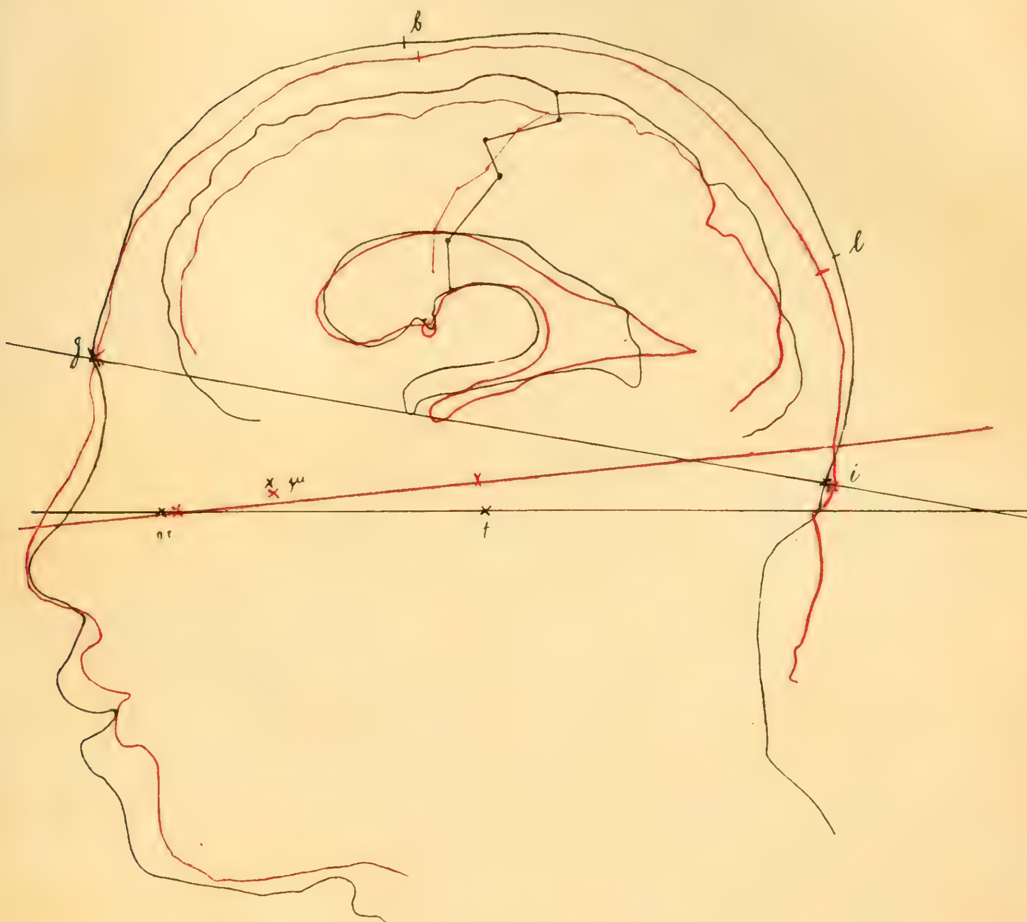


Abb. 4.
Wie Abb. 3. Die Glabella-Inionlinien beider Köpfe sind zur Deckung gebracht.

zontalen beträgt bei Kopf 3 10 mm weniger wie bei Kopf 4. Man kann also den Angaben Frorieps über die Besonder-

heiten seines okzipitopetalen Typus des Gehirns noch hinzufügen, dass bei diesem Typus die Seitenkammern des Gehirns denen des frontipetalen Typus gegenüber, auf die Frankfurter Horizontale und den Ohrpunkt bezogen, tiefer und nach hinten verschoben liegen.

Bei dem weiteren Ausmessen der Zeichnungen fiel mir auf, dass die Entfernung des oberen Kammerrandes vom Scheitel in beiden Fällen fast gleich war. Ich pauste deshalb jetzt die Zeichnungen so übereinander, dass die äusseren Umrisse des Kopfes von der Stirn bis zum Hinterhaupt soweit als möglich zur Deckung kamen (Abb. 4). Dabei stellte sich heraus, dass nicht nur die Linien der Zentralfurchen dicht aneinander gerückt waren, sondern dass sich auch die Kammerumrisse fast völlig übereinander geschoben hatten. Während die Glabella-Inionlinien jetzt zur Deckung gekommen sind, haben die Frankfurter Horizontalen beider Köpfe sich so gegeneinander verschoben, dass sie sich in der Gegend ihres Orbitalpunktes unter einem Winkel von 6 Grad schneiden. Alle die Unterschiede, welche bei der Benutzung der Frankfurter Horizontalen als Grundlinie vorhanden waren, sind jetzt weggefallen. Ich habe daraufhin die beiden Gehirne der Abbildung auf Seite 14 in Frorieps Werk (Abb. 5 a) gleichfalls auf die Glabella-Inionlinie gestellt (Abb. 5 b) und war erstaunt, dass dadurch auch bei diesen beiden Gehirnen, welche von Froriep als besonders charakteristisch ausgewählt worden sind, eine fast vollständige Übereinstimmung in der Lage der seitlichen Gehirnspalten und der Zentralfurchen erzielt wurde. Diese Feststellung lehrt, dass es nicht richtig, oder sagen wir lieber, nicht zweckmässig ist, die Frankfurter Horizontale als Grundlinie für Hilfszeichnungen zur Auffindung bestimmter Punkte am Gehirnschädel und am und im Gehirn zu wählen. Die Glabella-Inionlinien, die sagittale und die horizontale, scheinen mir für gehirntopographische

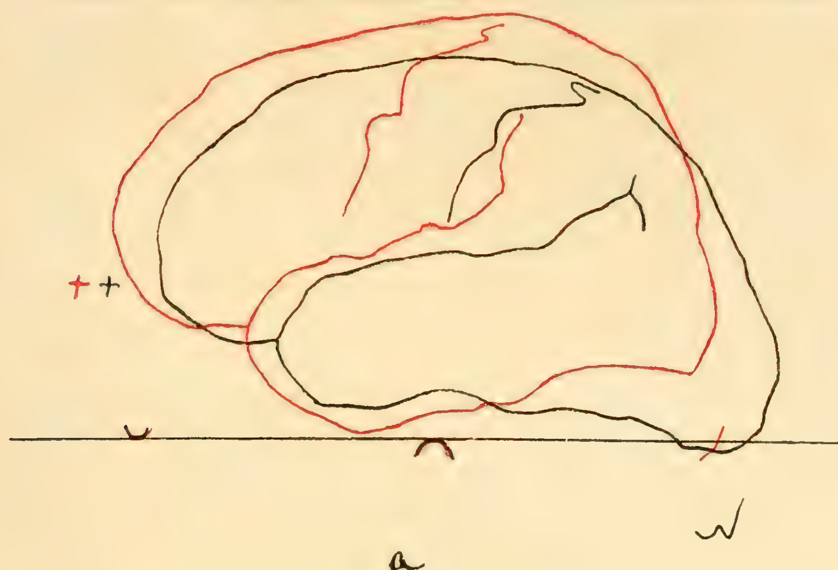




Abb. 5.

a Ein frontipetales und ein okzipitopetales Gehirn in ihrer Lage zueinander bei sich deckenden Frankfurter Horizontalen. Aus Froriep (11).

b Dieselben Gehirne bei aufeinanderfallenden Glabella-Inionlinien.

Zwecke den Vorzug zu verdienen. Diese Frage bedarf jedoch im Zusammenhang mit der Frage nach der Lage des Ohrpunktes zum Gehirnschädel noch weiteren genaueren Durcharbeitens.

Die auf Grund meiner bisherigen Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen erlauben es, an die Beantwortung der von der ausübenden Heilkunde gestellten Frage nach der anatomisch zweckmässigsten Stelle für die Punktion der Seitenkammer heranzutreten. Dabei mögen folgende Überlegungen massgebend sein: An der Kammer ist unzweifelhaft das Kammerdreieck die günstigste Gegend. Dort ist die Kammer stets geräumig, das Adergeflecht schiebt sich dort meist nicht sehr weit in den Hohlraum der Kammer hinein. Dieser steht breit mit dem Stammteil, der Hinterbucht und vor allem der Schläfenbucht in Verbindung. An seiner Aussenseite zieht allerdings, was zu beachten sein wird, die Sehstrahlung vorüber. Da das Kammerdreieck seine breite Fläche der Seitenfläche des Kopfes zuwendet, wird man die Punktionsstelle auf diese Fläche verlegen (s. Taf. 17, Abb. 1 a u. 2 a).

Für das Aufsuchen der Punktionsstelle an der Kopfoberfläche möchte ich folgenden Weg vorschlagen: Man zieht zuerst den sagittalen Glabella-Inionbogen und zeichnet seine Mitte an, darauf zieht man die horizontale Glabella-Inionlinie, legt dann einen Faden von der Mitte des Glabella-Inionbogens aus so auf den Kopf auf, dass er unmittelbar hinter dem Ohransatz entlang läuft, und bezeichnet auf der horizontalen Glabella-Inionlinie den Punkt, an welchem der Faden die Linie kreuzt. Die Strecke vom Mittelpunkt des Glabella-Inionbogens bis zu dem eben bezeichneten Punkte wird auf dem abgenommenen Faden gefünftelt, der Faden wieder angelegt und die Grenze zwischen seinem ersten und zweiten Fünftel, von unten aus gerechnet, auf der Kopfoberfläche bezeichnet. Geht man an dieser Stelle senkrecht zur mittleren Pfeilebene des Kopfes ein, so trifft man

in einer Tiefe von etwa 5 cm auf die Seitenkammer des Gehirnes. An der bezeichneten Stelle enthalten Kopfhaut und Schädelknochen keine Gebilde, deren Verletzung zu befürchten ist, in der Schädelhöhle kann allenfalls der hintere Ast der mittleren Gehirnhautarterie — in den meisten Fällen liegt er höher — oder einer seiner Seitenäste in den Bereich der Operationsstelle kommen. An der Gehirnoberfläche wird die Punktionsnadel die hintere Gegend der zweiten Schläfenwindung, also einen sogenannten stummen Rindenbezirk treffen, in der Tiefe allerdings muss sie durch die Sehstrahlung hindurch gehen. Die angegebene Punktionsstelle fällt in den Fällen mit tiefliegendem Inion ziemlich zusammen mit der von Keen (20) angegebenen, welche nach Krause (23) 3 cm über und 3 cm hinter dem äusseren Gehörgang liegt. Liegt dagegen das Inion hoch, so fällt die Punktionsstelle Keens viel zu tief. Das von Keen angegebene Verfahren führte in meinem Fall 3 zum Ziel, im Fall 4 lag der Punkt aber zu tief. Die Angaben, welche Westenhöfer (34) über die Punktionsstelle der Seitenkammer macht, mögen allenfalls zutreffen, wenn es sich um eine ungewöhnlich starke Erweiterung des Ventrikelsystems handelt. Bei nur mässig erweiterten Kammern dagegen sowie bei Fällen mit tiefliegendem Ohrpunkt (siehe meinen Fall 4) liegt die Punktionsstelle Westenhöfers viel zu tief. Man vergleiche hierzu Westenhöfers Abbildung mit meiner Abbildung 3 und meinen Tafelbildern. Die Form und Lage, welche Westenhöfer in seiner Abbildung dem Ventrikelsystem gibt, entspricht nach keiner Richtung hin den tatsächlichen Verhältnissen. Ich habe es aus den oben angeführten Gründen vermieden, zur Bestimmung des Punktes absolute Masse zu benutzen und mich auf den in seiner Lage zum Gehirn so wechselnden Ohrpunkt zu beziehen. Ich hoffe damit eine etwas grössere Sicherheit im Auffinden der Seitenkammern erreicht zu haben. Ob indes meine Angaben in allen Fällen zum Ziele führen werden, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Den gleichen Gegenstand betreffende frühere Untersuchungen.

Die bis zum Jahre 1908 erschienenen einschlägigen Arbeiten sind zusammengestellt in den Referaten von:

1. Merkel, Fr., Topographische Anatomie. 3. Kopf in Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 1. 1891. S. 337.
2. Waldeyer, Topographie des Gehirns. Deutsche med. Wochenschr. 1901. S. 421–424, 444–448, 465–468 u. 483–486.
3. Müller, F., Über kranio-cerebrale Topographie. Ergebnisse d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 18. 1908. S. 215–287.

In der Arbeit wurden folgende den Gegenstand betreffende frühere Untersuchungen besonders erwähnt:

4. Barrat, W. J. O., The form and form relations of the human cerebral ventricular cavity. Journ. of Anat. and Physiol. 36. 1902. S. 106–126.
5. v. Beck, nach F. Müller.
6. v. Bergmann, E., Die Lehre von den Kopfverletzungen. Deutsche Chirurgie Stuttgart 1880.
7. Chippault, A., Chirurgie opérative du système nerveux. Paris 1894. Teil I.
8. Dana, On cranio-cerebrale topography. The Medical Record 1889. S. 23; nach Chippault.
9. Edinger, L., Ein Hirnmakrotom. Frankf. Zeitschr. f. Pathol. u. Anat. Bd. 1. 1907. S. 371-372.
10. Féré, Ch., Nouvelles recherches sur la topographie cranio-cérébrale. Revue d'anthropologie. 1881. S. 468.
11. v. Froriep, A., Zur Kenntnis der Lagebeziehungen zwischen Grosshirn und Schädeldach bei Menschen verschiedener Kopfform. Leipzig. 1897. S. 9.
12. Derselbe, Über ein für die Lagebeziehungen des Hirnstammes im Schädel verhängnisvolles Artefakt beim Gefrieren des menschlichen Kadavers. Anat. Anz. 19. 1901. S. 427–443.
13. Haeberlin, Zur Topographie der Hirnventrikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1909. S. 75–84.
14. Harvey, K. W. A., A cast of the ventricles of the human brain. Anat. Record. Vol. 4. 1910. S. 369–374.
15. Derselbe, The volume of the ventricles of the brain. Anat. Record. Vol. 5. 1911. S. 301–305.

16. Heine, L., Stereoskopischer medizinischer Atlas. Herausgegeben von Dr. A. Neisser. 46. Lieferung: Beiträge zur vergleichenden und entwicklungsgeschichtlichen Hirntopographie. Zugleich eine stereophotographische Methode zur Lagebestimmung sich deckender Organe durch successive Aufnahmen auf dieselbe Platte. Leipzig 1902.
17. Derselbe, Stereoskopie in Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Bd. 9. Jena 1913.
18. Hermann, Fr., Gehirn und Schädel. Eine topographisch-anatomische Studie in photographischer Darstellung. Jena 1908.
19. Jenkins, G. J., Cranio-cerebral topography. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 39. 1905. S. 462—470.
20. Keen, W. W., A description of a proposed operation to tap and drain the ventricles as a definite surgical procedure. Edinburgh Med. Journ. June 1888. S. 603; nach Krause.
21. Kocher, Th., Hirnerschütterung, Hirndruck und chirurgische Eingriffe bei Hirnkrankheiten. In: Spezielle Pathologie und Therapie von H. Nothnagel. Wien 1901.
22. Kraus, W., Zur Topographie der Windungen, Furchen und Ganglien des Grosshirns. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Leipzig 1897. S. 379-397.
23. Krause, Fedor, Chirurgie des Gehirns und Rückenmarks. Berlin-Wien 1908. Bd. 1. S. 157.
24. Peter, Rekonstruktion in Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. Berlin-Wien 1910.
25. Poirier, P., Topographie crânio-encéphalique et trépanation. Paris 1891.
26. Derselbe, Anatomie médicino-chirurgicale. Paris 1892. T. 1.
27. Retzius, Gustav, Die Gestalt der Hirnventrikel des Menschen nach Ausgüssen dargestellt. Biol. Unters. N. F. 9. 1900. S. 45—49.
28. Spitzka, Edw. A., A preliminary communication with projection drawings illustrating the topography of the paracoels (lateral ventricles) in their relation to the surface of the cerebrum and the cranium. New York Med. Journ. Febr. 1901. S. 177—182.
29. Symington, J., Are the cranial contents displaced and the brain damaged by freezing the entire head? Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 37. 1903. S. 97—106.
30. Derselbe, Observations on the relations on the deeper parts of the brain to the surface. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 37. 1903. p. 241—250.
31. Testut, L., Traité d'anatomie humaine. Paris 1897. 3. éd. T. II. S. 303.
32. Thane, G. D., Quain's elements of anatomy. 10. ed. London 1896. Appendix nach Müller.
33. Welker, H., Zwei Hilfsmittel bei der Demonstration des Gehirns und des Herzens. Virch. Arch. 1878. Bd. 74.
34. Westenhöfer und Mühsam, Die Behandlung der Meningitis ..... durch Unterhornpunktion und -Drainage. Deutsch. med. Wochenschr. Bd. 51. 1916.
35. Wilson, St., Three projection drawings of the brain. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 28. 1894. p. 228—235.

Tafelerklärung.

Tafel 16. Stereoskopische Aufnahmen des Modells des Kopfes 3. $^1/_4$ natürl. Grösse.

Bild 1. Die linke Seitenkammer und das l. Stammganglion in ihrer Lage zueinander und zur Schädelbasis von oben gesehen.

Bild 2. Seitenansicht der linken Seitenkammer und des l. Stammganglion in ihrer Lage zueinander und zum Kopfe. Von der linken Grosshirnhälfte sind nur die Teile vor, über und hinter der Kammer in Form eines innen rechteckig begrenzten „Rahmens" erhalten. Zwischen dem Linsenkern und dem Schwanze des Schwanzkernes ist der Sehhügel sichtbar. In der Tiefe liegt die Hirnsichel frei.

Bild 3. Auf ein und dieselbe Platte wurden nacheinander das Kopfmodell mit der Seitenkammer und dasselbe mit dem Grosshirn in Lage aufgenommen. Auf dem Bilde erscheint die Gehirnoberfläche durchsichtig, die Lagebeziehung der Seitenkammer zur Grosshirnoberfläche ist auf diese Weise unmittelbar zur Anschauung gebracht.

Tafel 17. Aufnahmen der Modelle der Köpfe 3 und 4. Reihe 1 = Kopf 4, Reihe 2 = Kopf 3; etwa $^1/_4$ natürl. Grösse.

a) Auf der Kopfhaut ist die horizontale Glabella-Inionlinie, sowie das das Projektionsbild der Kammer (weisse Zeichnung) einschliessende Rechteck aufgetragen. + Punktionsstelle für die Kammer.

b) Auf der durch Abtragen der Weichteile freigelegten Schädeldecke, deren Nähte erkennbar sind, ist das Projektionsbild der Kammer eingezeichnet.

c) Die freigelegte Gehirnoberfläche mit dem eingetragenen Projektionsbild der Kammer.

Aus dem anatomischen Institut zu Basel.

ZUR ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER LEBER, DES PANKREAS UND DES VORDERDARMS BEI DER ENTE UND BEIM MAULWURF.

VON

Dr. med. EUGEN LUDWIG,
PROSEKTOR.

Mit 45 Figuren im Text.

Bei den Untersuchungen über die Entwicklung der Leber und des Pankreas sind fast ausschliesslich phylogenetische Gesichtspunkte massgebend gewesen. Es war den Forschern einerseits darum zu tun, das Gemeinsame in der Entwicklung der Leber innerhalb der Wirbeltierreihe aufzudecken und ein allgemein gültiges Schema des Vorganges zu entwerfen. Dieses Bestreben hat seinen Höhepunkt in den Arbeiten von Brachet (95, 96) erreicht. Andererseits fiel auf, dass dem Amphioxus das Pankreas als selbständiges Organ fehlt und dass die Selachier nur die dorsale Anlage desselben besitzen. Das regte zum Nachdenken über die Phylogenese dieses Organes an. Dazu kamen Versuche, die beiden Adnexdrüsen des Mitteldarms von einem gemeinsamen Mutterboden herzuleiten. An solche Bemühungen knüpfen sich die Namen von v. Kupffer (93), Laguesse (94), Weber (03), Broman (13).

Die Berechtigung phylogenetischer Betrachtung soll nicht angefochten werden. Es ist indessen zweifellos, dass bei fortgesetztem Aufsuchen und nachdrücklichem Betonen des Gleichartigen der Blick für Verschiedenheiten getrübt werden kann. Wir lehnen daher eine vorzeitige und zu weit gehende Schematisierung ab und wenden uns neuerdings der Durcharbeitung einzelner Spezies zu.

Die meisten Autoren beginnen die Schilderung der Leber- und Pankreasentwicklung mit dem Auftreten von mehr oder weniger ausgesprochenen Divertikeln. Nur His (68, 74, 77),

Weber (03) und Scammon (12—13) gehen meines Wissens weiter zurück.

His (68) beschreibt schon in seiner Monographie über das Hühnchen paarige symmetrische Drüsenrinnen, die jederseits ventral von der Grenze zwischen Urwirbel- und Seitenplatten im noch flach ausgebreiteten Entoderm gelegen sind. Im Bereiche dieser Rinnen zeichnet sich das Epithel durch seine Höhe aus und bildet die Drüsenstreifen. In diesen erblickt His die Anlage der Leber. Fig. 5 auf Tafel VII der Monographie erläutert die Verhältnisse. In den Briefen über unsere Körperform gibt His (74) eine Übersicht der organbildenden Keimbezirke im Entoderm. Paarige hepatische Zonen liegen bilateral symmetrisch auf der Höhe der unpaaren Magen- und Pankreasanlagen. Später hat His (77) im Anschluss an eine Arbeit Seessels (77) seine Angaben dahin abgeändert, dass er einen kranialen Bezirk des Drüsenstreifens, den er ehedem für die Bildung der Lungen in Anspruch genommen hatte, in die Leberanlage mit einbezog. Seine allgemeinen Anschauungen über die Entwicklung des Organes hielt His (81) auch weiterhin aufrecht und suchte sie durch neue Beobachtungen zu stützen.

Weber (03) arbeitete an Embryonen der Blindschleiche, der Ente und der Fledermaus. Auch er beschreibt die Drüsenanlagen lange bevor die Divertikel auftreten. Ein Novum bringt er damit, dass er die Anlagen nicht als in sich ungegliederte Gebilde schildert, sondern als eine grössere Anzahl teils neben-, teils hintereinander gelegene Verdickungen des inneren Keimblattes. Weber betrachtet die Leber, das Pankreas und mit Wahrscheinlichkeit die Appendices pyloricae der Fische, die Magen- und die Darmdrüsen als Derivate einer primitiven metameren Drüsenformation des Mitteldarmes und bezeichnet deren Einheiten als Adenomeren.

Scammon (12—13) hat bei Acanthias vulgaris paarige

leicht rinnenförmige Leberanlagen festgestellt, deren kraniale Enden frühzeitig mit einander verschmelzen und von denen die Divertikelbildung ausgeht.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen an Hand von zwei Beispielen dartun, dass die Entwicklung der grossen Mitteldarmdrüsen, besonders der Leber, bei verschiedenen Tieren trotz unverkennbarer gemeinschaftlicher Züge erhebliche Differenzen aufweisen kann und dass es nicht angeht, die Befunde an einzelnen Formen ohne weiteres zu verallgemeinern. Es wird sich herausstellen, dass das heute fast allgemein angenommene Schema der Leberentwicklung aus einer longitudinalen Rinne aufgegeben werden muss zugunsten eines neuen, weniger einfachen, aber den tatsächlichen Verhältnissen besser entsprechenden. Ferner soll den organbildenden Keimbezirken im Sinne von His nachgegangen werden. Das wird uns auf die selten berührte Frage nach dem Zustandekommen ventraler Pankreasanlagen führen. Gleichzeitig ergeben sich wichtige Feststellungen über die Entwicklungsvorgänge an der vorderen Darmpforte und Einblicke in die Art und Weise, wie die ventrale Wand des Darmrohres zustande kommt. Schliesslich sollen Betrachtungen allgemeiner Natur, auch solche über pathologische Verhältnisse, stattfinden.

Zur Fixierung des Materials (Embryonen der Ente und des Maulwurfes) diente Pikrin-Sublimat nach Rabl, zur Färbung Cochenille-Alaun oder Boraxkarmin, zur Einbettung Paraffin. Neben Querschnitten wurden wo immer möglich auch Sagittalschnitte hergestellt. Die Schnittdicke der Serien beträgt 5, $7^1/_2$ oder 10 Mikren; jüngere Embryonen wurden mit Vorliebe dünn, ältere dick geschnitten. Zu den plastischen Rekonstruktionen sind stets alle Schnitte der betreffenden Region verwendet worden. Die Vergrösserungen, in denen die Modelle hergestellt wurden, waren stets die grössten möglichen, nämlich 100—350 fach. Um den Vergleich untereinander zu er-

leichtern, wurden die Abbildungen der Entenmodelle in 75-facher Vergrösserung reproduziert, die der Maulwurfmodelle 100 fach. Die Vergrösserung der Schnitte ist bei Enten und Maulwürfen 50 fach. Die Embryonen vom Maulwurfe verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Prof. H. K. Corning.

Die Literatur wird nebenher Besprechung finden, aber nur so weit sie Angaben enthält, die von den hier gemachten abweichen oder insofern meine Befunde wichtige Bestätigungen und Ergänzungen älterer Beobachtungen bilden.

I. Untersuchungen an der Ente.

1. Entwicklung der Leber.

a) Die flächenhafte Anlage.

Vor allem andern wurde die histologische Beschaffenheit der Leberanlage festgestellt, und zwar zunächst bei Stadien im Beginne der Divertikelbildung, also zu einer Zeit, in der über die Zugehörigkeit bestimmter Entodermteile zur Leber kein Zweifel mehr bestehen kann. Dabei hat sich als charakteristisch ergeben lückenlos fester Zusammenschluss der Zellen und intensive Rotfärbung von Kern und Plasma mit Cochenille-Alaun. Die Kerne liegen anfangs in einer Reihe, später sind sie etwas unregelmässig in der Dicke der Epithellamelle verteilt. Zweischichtig, wie das Weber (03) angibt, wird jedoch das Epithel der flächenhaften Leberanlage nie. Das geht schon daraus hervor, dass die Kerne zur Mitose regelmässig dicht unter die freie Oberfläche der Zellschicht aufsteigen. Form und Höhe der Elemente wechseln zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Stellen der Anlage; die Epithelien sind kubisch bis hoch zylindrisch. Ihre Form ist durchaus nicht massgebend für ihre Zugehörigkeit zur Leber. Man muss sich sogar hüten, irregeführt zu werden.

Bei der Ente ist nämlich das Epithel in den ventralen und besonders in den seitlichen Partien des Kiemendarms sehr hoch, desgleichen, namentlich bei Stadien mit weniger als 10 Ursegmenten, kaudal von der Darmpforte über eine gewisse Strecke hin. Es unterscheidet sich aber von der Leberanlage durch geringere Färbbarkeit, lockere Zusammenfügung der Zellen und grössere Vakuolen im Plasma.

Auf Grund der histologischen Feststellungen wurde die Anlage, mit der Divertikelbildung beginnend, bis zu ihrem ersten

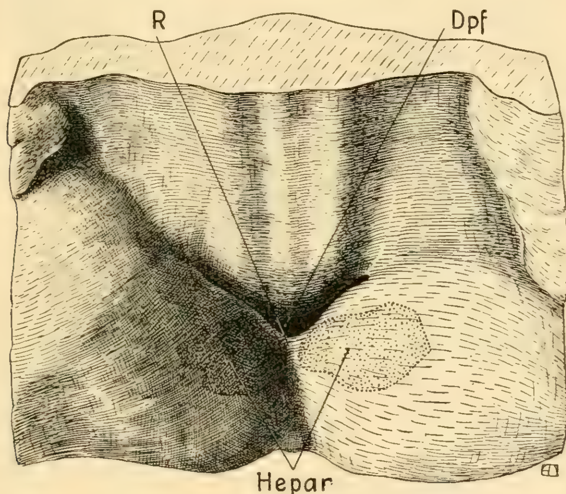


Fig. 1.

Ente mit 7 Ursegmenten. Entodermrelief um die vordere Darmpforte. Vergr. 75 fach.

Auftreten, von Stufe zu Stufe rückwärts schreitend, verfolgt. Die erste Andeutung einer Leber lässt sich bei Embryonen erkennen, an denen 6, gelegentlich nur 5 Paar vorn und hinten scharf begrenzte Ursegmente zu zählen sind, und zwar auf Querschnitten, die durch den vorderen Umfang des Darmnabels gehen. Sie besteht aus zwei anscheinend getrennten bilateral symmetrischen Bezirken im Entoderm. Die Felder liegen im

ventralen Umfange der vorderen Darmpforte dicht an den Dottervenen, kurz bevor sich diese zum Herzschlauche vereinigen. Die Venen konvergieren auf diesem Stadium nach vorn. Dementsprechend sehen die Hälften der Leberanlage ventralwärts, medianwärts und nach hinten. Die Ausdehnung des Areales ist gering; typisches Leberepithel wird nur auf wenigen Schnitten getroffen und geht allseitig unscharf begrenzt

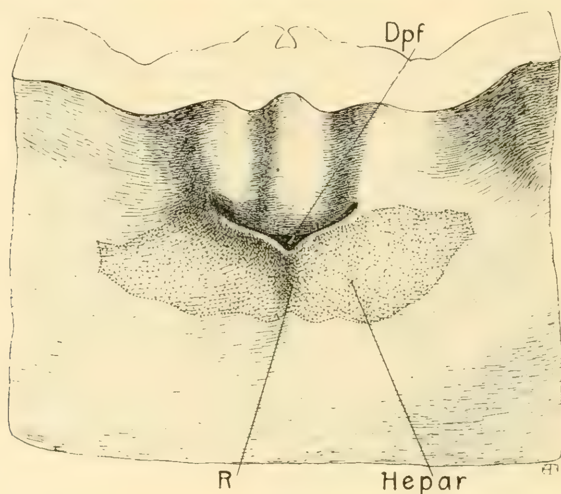


Fig. 2.
Ente mit 10 Ursegmenten. Entodermrelief um die vordere Darmpforte. Leberanlage. Vergr. 75 fach.

in Gebiete über, deren Elemente ihm zwar an Höhe gleichkommen, seine übrigen Eigenschaften aber nicht teilen.

Bei Embryonen mit 7 Ursegmenten bestehen im ganzen noch dieselben Verhältnisse (Modell Fig. 1). Ich besitze indessen eine Serie von Sagittalschnitten durch dieses Stadium, bei welcher das Entoderm des Medianschnittes kaudal vom Sinus venosus mit Sicherheit die Beschaffenheit der Leberanlage erkennen lässt. Die Vereinigung der Felder wäre also erfolgt, wenn eine Trennung je bestand. Entsprechende Be-

funde bieten die um Weniges älteren Embryonen dar. In Fig. 2 ist die Leberanlage einer Ente mit 10 Ursegmenten zu sehen. Sie besitzt die Gestalt einer queren, lateral etwas spitz ausgezogenen Zone.

Die nächsten Stadien könnte man als diejenigen des flächenhaften Wachstums bezeichnen. In diese Periode treten die Embryonen mit zirka 12 Somiten ein und verlassen sie

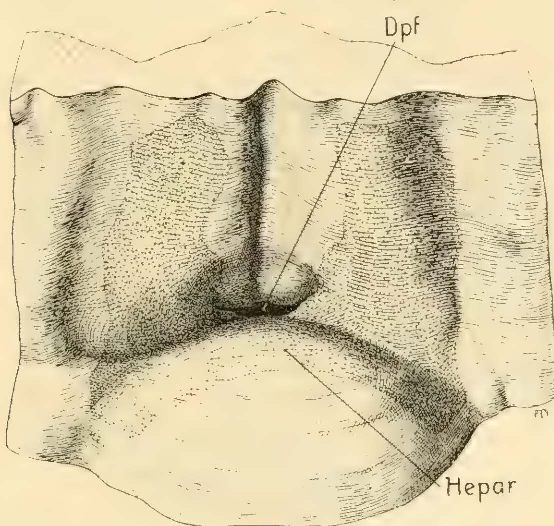


Fig. 3.

Ente mit 18 Ursegmenten. Entodermrelief um die vordere Darmpforte. Leberanlage. Vergr. 75 fach.

mit etwa 20, mit dem Beginne der Divertikelbildung. Die charakteristische Zone vergrössert sich von ihrem dorsokaudalen Rande aus kaudalwärts in das flach auf dem Dotter ausgebreitete Entoderm. So kommt eine U-Form zustande, deren Kommissur durch den ventralen Umfang der Darmpforte geht und infolgedessen ventralwärts abgebogen ist. Die beiden Schenkel der Figur werden nach und nach zu breiten und langen Bändern. Ihre medialen Ränder überschreiten die

Hisschen Drüsenrinnen nur wenig; die Hauptmasse liegt lateral von denselben, also ventral von den Seitenplatten des Mesoderms und vom Cölomspalt. Form und Ausdehnung der Anlage bei einem Embryo mit 18 Somiten zeigt das Modell Fig. 3. Einen Querschnitt durch das Lebergebiet desselben Embryo stellt Fig. 4 dar. Das Leberepithel hebt sich deutlich von der Umgebung ab: die Zellen sind schmal und hoch und färben sich intensiv. Die anfänglich kurz ovalen Kerne sind länger und schmäler geworden. Die Begrenzung der Anlage hat namentlich medial an Deutlichkeit zugenommen; am hinteren Ende ist sie unscharf geblieben.

Bis die schraubenförmige Drehung des Embryo einsetzt, kann man Längsschnitte durch den ganzen Leberstreifen einer

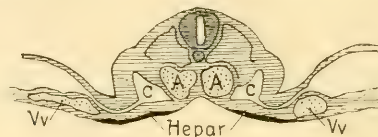


Fig. 4.
Gleicher Embryo. Querschnitt in der Höhe der Leberanlage. Vergr. 50 fach.

Seite legen und sich an ihnen über die Beschaffenheit der Epithelschicht unterrichten. Sie erreicht ihre grösste Mächtigkeit in der Tiefe der transversalen Furche, die sich von den Ecken der Darmpforte aus jederseits lateralwärts erstreckt. Diese ist in den Modellen Figg. 3, 5 und 6 erkennbar. Von der Furche aus nehmen die Elemente sowohl in kranialer als in kaudaler Richtung allmählich an Höhe ab. Oral ist die Zone scharf begrenzt und überschreitet die Rinne nur wenig, kaudal ist ihr Ende unmöglich genau zu bestimmen, da die Zellen unmerklich in das indifferente Entoderm übergehen.

Ob bei dem Flächenwachstum der Leberzone das Gebilde aus sich selbst heraus, das umliegende Entoderm verdrängend, wächst, oder ob eine Umwandlung der indifferenten Elemente

zu Leberepithelien stattfindet, ist eine Frage von fundamentaler Bedeutung für die Topographie der Keimscheibe. Je nachdem

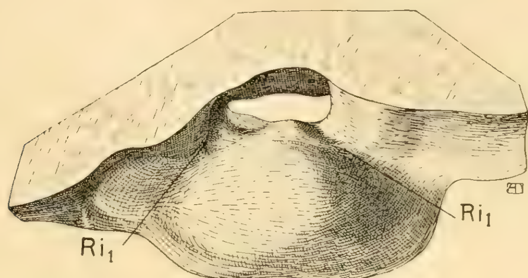


Fig. 5.
Ente mit 13 Ursegmenten. Vordere Darmpforte. Vergr. 75 fach.

die Antwort lautet, müssen wir auf Stadien, auf denen noch nichts von der Leber zu erkennen ist, einen minimalen Bezirk

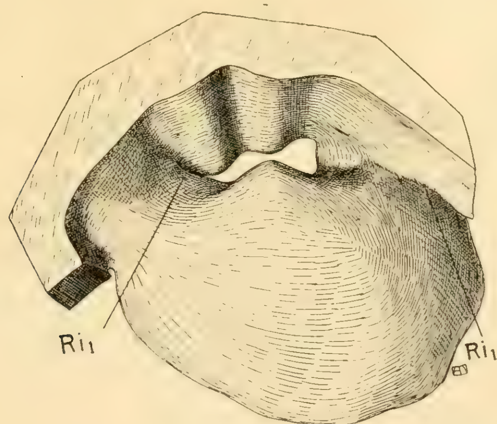


Fig. 6.
Ente mit 21 Ursegmenten. Vordere Darmpforte. Vergr. 75 fach.

des Entoderms als ihr Anlagematerial voraussetzen, oder aber einen wesentlich umfangreicheren. Eigenwachstum spielt sich zweifellos ab, denn man sieht in allen Präparaten zahlreiche

Leberzellen in Teilung. Aber dem zweiten Prozess, Wachstum durch Einverleibung immer neuer Zellen des inneren Keimblattes in die Leberzone, möchte ich keine geringere Bedeutung zuerkennen. Die unscharfe Begrenzung der Streifen an ihrem kaudalen Ende weist mit besonderer Deutlichkeit auf die fortschreitende Umwandlung der Entodermzellen zu Drüsenepithelien hin. Das Eigenwachstum des Leberfeldes darf nicht als ein Hineinwachsen in das angrenzende Entoderm aufgefasst werden. Das ergibt sich mit Bestimmtheit aus dem Fehlen jeglicher Zeichen von Verdrängung in der Umgebung der Drüsenanlage. Solche müssten bei expansivem Wachstum vorhanden sein und sich in Abplattung der Zellen äussern senkrecht zur Richtung des Druckes, den das wachsende Leberfeld ausübt. Auch in der Form und der Stellung der Kerne müsste die Druckwirkung zu erkennen sein. Trotz vielen Suchens wollte es nie gelingen, mechanische Einflüsse der wachsenden flächenhaften Leberanlage auf ihre Umgebung zu beobachten.

Aus dem Mitgeteilten geht hervor, dass sich über die Ausdehnung der flächenhaften Leberanlage auf den verschiedenen Stadien nicht allzuviel Positives aussagen lässt. Die Drüse tritt für uns eben erst in Erscheinung, wenn ihre Elemente typische Beschaffenheit angenommen haben. In frühen Stadien ist das Feld, aus dem einmal Leber wird, möglicherweise grösser, als wir es sehen. Darum will es nicht viel heissen, dass die Anlage im Anfang doppelt zu sein scheint. Dass es sich tatsächlich um zwei Anlagen handelt, wie es die Meisten vom Herzen glauben, dass diese median verschmelzen und etwa gar imstande sind, einzeln das ganze Organ zu liefern, ist damit nicht bewiesen. Immerhin ist eine ursprüngliche bilaterale Symmetrie der Drüse zweifellos. Sie geht aber bei der Ente frühzeitig verloren, wie bald zu zeigen sein wird.

b) Die drüsige Anlage.

Der Nachweis, dass die flächenhafte Leberanlage ihren Namen mit Recht trägt, ist nur dadurch zu erbringen, dass der Umbau der Zone zur Drüse Schritt für Schritt verfolgt

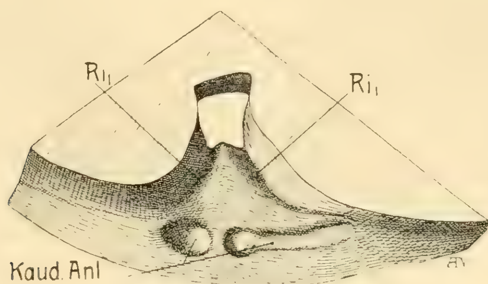


Fig. 7.
Ente mit 22 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und kaudale Leberanlage Vergr. 75 fach.

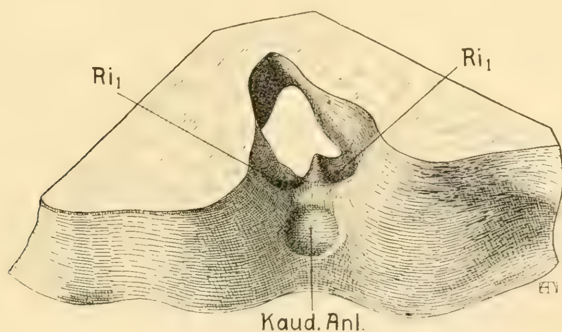


Fig. 8.
Ente mit 22 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

wird. Das kann jedoch erst geschehen, nachdem wir uns mit der Pankreasanlage bekannt gemacht haben werden. Wir betrachten deshalb die weitere Entwicklung zunächst, ohne nach der Herkunft des Materials zu fragen, welches dabei verbraucht

wird und ohne Rücksicht auf den Mechanismus der Divertikelbildung.

Bei Enten mit etwa 20 Somiten treten am vorderen Umfange des Darmnabels Vertiefungen auf: die ersten Spuren der

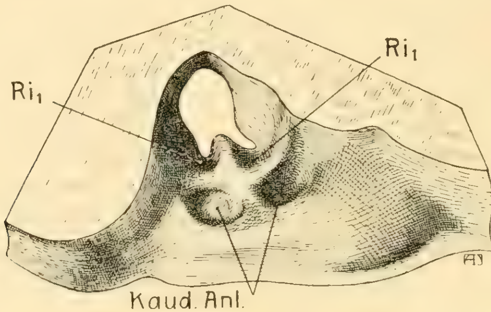


Fig. 9.
Ente mit 23 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

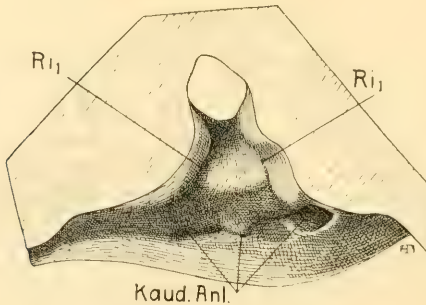


Fig. 10.
Ente mit 24 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

primitiven Lebergänge. An Hand der Figg. 5—17 sind diese Verhältnisse zu übersehen. Die Modelle stellen das Relief des vorderen Darmnabelrandes und seiner Umgebung dar. Ihre Oberfläche entspricht der freien Fläche des Darm- und Leberepithels. Je jünger die Embryonen, um so geringgradiger und

variabler sind die Ausstülpungen; je ältere Stadien man untersucht, um so charakteristischer werden die Bilder. Das Resultat ist in allen Fällen die Anlage von drei Gängen, einem

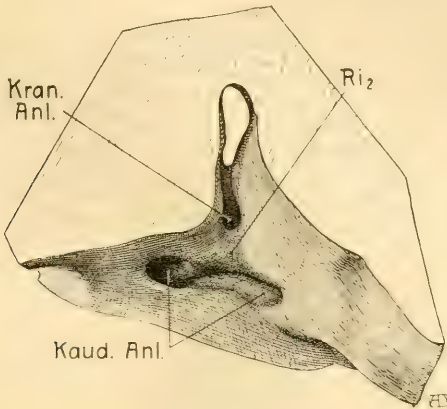


Fig. 11.
Ente mit 23 Ursegmenten. Vordere Darmpforte, kraniale und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

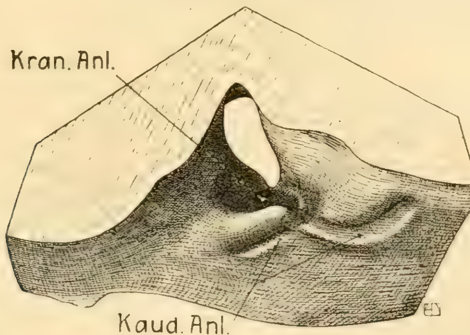


Fig. 12.
Ente mit 24 Ursegmenten. Vordere Darmpforte, kraniale und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

medianen, unpaaren, dorsalen und je einem ventrolateralen rechts und links. Schwankungen bestehen hinsichtlich der Zeit des Auftretens der einzelnen Gänge und ihrer Lage zum Darm-

nabel. Ferner variiert der ventrale Umfang des Kiemendarms in seiner Konfiguration an der Stelle, welche die Schwelle der vorderen Darmpforte bildet.

Betrachten wir die Modelle im einzelnen, so sehen wir an zweien von ihnen, Figg. 5 und 6, noch keine Leberausstülpung, aber, wie gleich nachdrücklich betont werden soll, auch keine Leberrinne im Sinne von Brachet (96). Im Gegenteil: die lateralen Rinnen des noch breiten und platten Kiemendarms verlängern sich jederseits in das Gebiet des Nabelrandes und median liegt geradezu eine Wölbung. Auch in etwas späteren Stadien sind die Rinnen häufig erhalten,

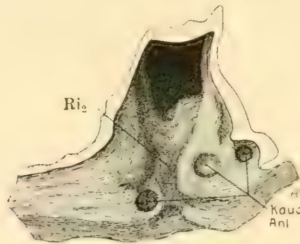


Fig. 13

Ente mit 21 Ursegmenten. Vordere Darmpforte. Kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

nur rücken sie näher zusammen, weil der Boden des Vorderdarmes sich verschmälert (Figg. 7, 8, 9, 10 Ri 1). Man könnte mit His (74) der Meinung sein, die Lebergänge seien Weiterbildungen dieser Rinnen. Ich halte aber die Beziehungen der Rinnen und der Gänge zu einander für rein topographisch und möchte in den Furchen bei der Ente nicht bilaterale Leberausstülpungen erblicken, wie das His (74) beim Huhn getan hat. Die Rinnen sind in meinen Modellen stets durch deutliche Erhebungen von den Gängen getrennt.

Was sonst die Anlage der Gänge betrifft, so sind die kaudalen nicht selten allein vorhanden (Figg. 7, 8, 9, 10, 13).

Daraus folgt, dass sie vor den kranialen entstehen. Dieses Verhalten hat schon Weber (02) festgestellt und darin einen Unterschied zwischen Huhn und Ente erblickt. Die erste Anlage der kaudalen (ventralen) Gänge ist stark variabel. In der Regel ist ihre Zweiteilung von Anfang an deutlich (Figg. 7, 9, 10, 11, 12). Jedenfalls prägt sie sich mit fortschreitender Entwicklung immer klarer aus. Nicht selten (Figg. 7, 10, 11, 12) ist der eine Gang, meist der rechte, als quere Rinne ausgebildet. Gelegentlich (Figg. 10, 13) scheint die Anlage an den Modellen mehr oder weniger dreiteilig. Betrachtet man aber

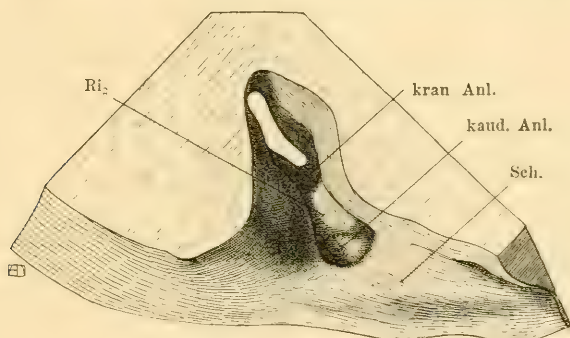


Fig. 14.

Ente mit 25 Ursegmenten. Vordere Darmpforte. Kraniale und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

die einzelnen Schnitte der Serie, aus denen das Modell Fig. 10 zusammengesetzt wurde, so schwinden alle Zweifel an der Zweiteilung. Das Modell Fig. 13 ist mit dem Modelle Fig. 18 zu vergleichen. Es stammt von der gleichen Serie und zeigt das Relief der basalen Epithelfläche. Andererseits erwecken die Figg. 8 und 14 den Eindruck einer unpaaren ventralen Anlage. An Hand der Serien überzeugt man sich aber auch bei ihnen von der Bilateralität. Man darf eben nie vergessen, dass plastische Rekonstruktionen komplizierter und dabei wenig erhabener Reliefs nie mehr als annähernd getreue Bilder

liefern. Die Methode ist ein Notbehelf und nur da angebracht, wo sich Organe und Organteile nicht isolieren und mit dem binokularen Mikroskop direkt untersuchen und abzeichnen lassen. Wenn Weber (02) angibt, der dorsale Gang entstehe erst bei Enten mit 28 Somiten, so ist ihm nicht beizustimmen. Denn schon bei zwei Embryonen mit 23 bzw. 24 Somiten (Figg. 11 und 12) bestehen gleichzeitig 3 Anlagen, sämtliche eben erst angedeutet, demnach ungefähr miteinander

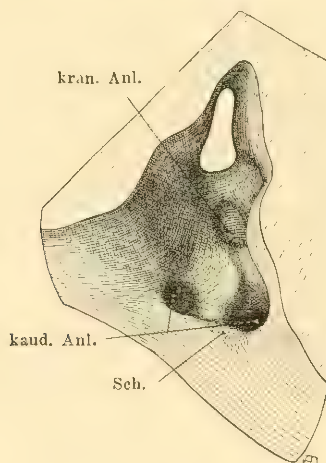


Fig. 15.
Ente mit 26 Ursegmenten. Vordere Darmpforte. Kraniale und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

entstanden. Die dorsale ist stets ein einfaches, röhrenförmiges, median eingestelltes Divertikel.

Die Frage, welche Lage die Gänge am Darmnabel einnehmen, ist von sekundärer Bedeutung. Viel wichtiger, als die Lage der Divertikel, sind ihre Beziehungen. Die Variabilität in der Lage beruht in der Art und Weise, wie sich das innere Keimblatt vom Kiemendarm auf den Dottersack umschlägt. Bald geschieht das unvermittelt, in Form eines spitzen Winkels (Figg. 10, 12), bald ganz allmählich (Figg. 7, 8, 9,

11), so dass der Nabel nicht durch eine Art Kante, sondern durch eine mehr oder weniger hohe Wand vorn begrenzt wird. Diese kann ihrerseits senkrecht zum Boden des Kiemendarms eingestellt sein, oder sie kann mehr oder weniger steil nach unten und hinten verlaufen. Je nachdem liegt das Gebiet der Divertikel scheinbar im Boden des Kiemendarms, in der vorderen Wand des Darmnabels, oder im Bereiche des Dottersackes. Die Unterschiede sind nur scheinbare, denn in der Tat handelt es sich stets um das gleiche Areal. Es ist durch seine Beziehungen zu den Dottervenen und zum Sinus venosus am unzweideutigsten charakterisiert.

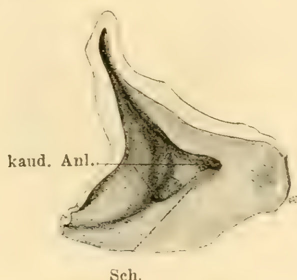


Fig. 16.

Ente mit 29 Ursegmenten. Kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

Mit dem Auftreten der Leberdivertikel gehen tiefgreifende Veränderungen im Gebiete der vorderen Darmpforte einher. Bei Embryonen, die unmittelbar vor der Gangbildung stehen, ist sie ein niedriger Querspalt (Figg. 5 und 6) und zieht sich lateral in die schon früher beschriebenen Rinnen (Ri 1) aus. Während der ersten Anlage der Ausstülpungen (Fig. 13) ist die Öffnung annähernd quadratisch, später, mit 25 und 26 Mesodermsegmenten (Figg. 14 und 15) übertrifft deren Höhe die Breite schon beträchtlich und mit 29 Somiten (Fig. 16) stellt sie eine enge aufrechte Spalte dar. Diese Veränderungen kommen durch die Erhebung des Embryo über den Dotter und durch seine Lagerung auf die linke Seite zustande. Die

Darmrinne wird dadurch vertieft. Das Entoderm liegt hinter der Darmpforte nicht mehr flach ausgebreitet, sondern begrenzt die Darmrinne mit zwei beinahe parallel eingestellten Wänden. Diese weichen erst eine Strecke weit kaudal von der Darmpforte auseinander und gehen allmählich in den flach liegenden Teil des Keimblattes über.

Gleichzeitig nimmt die Höhe des vorderen Nabelrandes zu und in seinem Gebiete tritt eine zunächst flache, dann tiefer

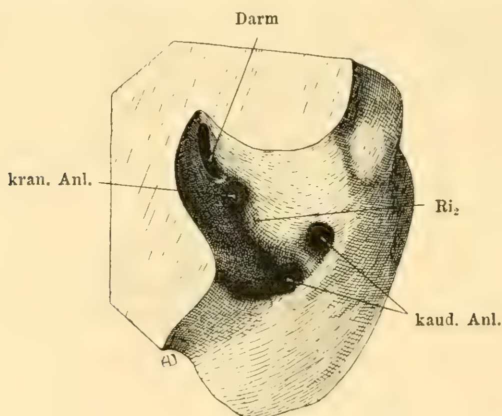


Fig. 17.
Ente mit 26 Ursegmenten. Vordere Darmpforte. Kraniale und kaudale Leberanlage. Vergr. 75 fach.

werdende mediane Rinne auf (Figg. 10, 11, 13, 14, 15, 16, 17 Ri 2). In diese Rinne hinein münden die Lebergänge, und zwar senkrecht übereinander. Dabei ist die dorsale Öffnung stets von der ventralen getrennt. Diese Scheidung prägt sich nach und nach stärker aus, so dass eine Zweiteilung der Rinne entsteht: in den dorsalen Teil öffnet sich der dorsale Gang und der ventrale Teil stellt die gemeinsame Mündung der beiden ventralen Gänge dar, den kaudalen Gang der Autoren. Dieser entsteht also sekundär, primär ist die ventrale Anlage paarig. Dies scheint bei Vögeln ein verbreitetes Ver-

halten zu sein. Für das Hühnchen machen die meisten Autoren diese Angabe und für den Wellensittich ist die Tatsache von Abraham (01) aufs klarste nachgewiesen worden.

Die anfangs aufrechte Rinne im vorderen Nabelrande stellt sich mit der weiteren Entwicklung mehr und mehr schräg zur Achse des Vorderdarms und fällt immer weniger steil von vorn oben nach hinten unten ab. Damit verändern die Gänge ihre gegenseitige Stellung: der dorsale wird zum kranialen, der ventrale zum kaudalen Gang. Während sich die Rinne anfänglich in der Wand des Dottersackes verliert, setzt sich mit der beginnenden Schrägstellung ihr kaudales Ende als Schwelle ab (Figg. 14, 15, 16, 17 Sch). In dieser liegt dann die Grenze zwischen Vorderdarm und Dottersack. Je deutlicher sich die Schwelle ausprägt, um so vollständiger wird die Rinne zum Rohr umgeformt. Sie wird auf diese Weise zu einem kurzen Verbindungsstück zwischen den beiden Lebergängen einerseits und dem Darmrohre andererseits. Diese Umbildungen sind an den Figuren der Modelle zu verfolgen. Es ist von prinzipieller Bedeutung, dass die beiden ventralen Divertikel nicht zu dem kaudalen Gange der Autoren verschmelzen, und ebensowenig der kraniale mit dem kaudalen zum gemeinsamen Endstück. Rinne, kaudaler Gang und gemeinsamer Gang sind Bildungen, die nacheinander und später als die primären Divertikel entstehen. Das gemeinsame Endstück der Lebergänge ist bei den Vögeln bekanntlich vorübergehender Natur; im ausgewachsenen Zustande münden der Ductus hepatoentericus und der Ductus cystoentericus getrennt ins Duodenum.

Bis jetzt war allein davon die Rede, was sich beobachten lässt, wenn man die Modelle vom Innern des Nabelringes resp. vom Darmlumen aus betrachtet. Wir erhielten so Aufschluss über Zahl und Lage der Divertikel, über die Veränderungen im Gebiete ihrer Mündungen und über die Entstehung des gemeinsamen Leberganges. Es muss nun die Be-

schreibung von Modellen folgen, wie sie sich von ihrer Aussenseite, also von der basalen Fläche des Epithels her darstellen. Wir können uns dabei kurz fassen, denn es ist in dieser Beziehung den Angaben Webers (02) an rein deskriptiven Tatsachen nichts hinzuzufügen. Zur Illustration mögen die Figg. 18, 19, 20, 21, 22, 23 dienen.

Modell Fig. 18, vom gleichen Embryo wie Fig. 13. Die ventrale Anlage ist allein vorhanden. In Fig. 13 erscheint sie dreiteilig; von der basalen Epithelfläche aus zeigt es sich aber, dass die mittlere Vertiefung in Fig. 13 mit der rechts-

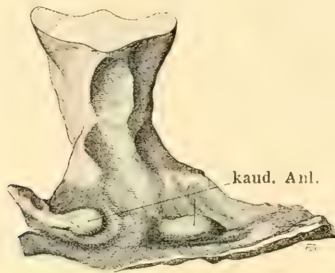


Fig. 18.

Ente mit 21 Ursegmenten. Gleicher Embryo wie Fig. 13. Solide Rekonstruktion der Lebergegend von vorn. Kaudale Anlage. Vergr. 75 fach.

seitigen zusammenhängt. Der rechte kaudale Gang sitzt mit langer quergestellter Basis dem Entoderm auf und zieht sich nach aussen, dem ventralen Umfang der entsprechenden Dottervene entlang, in eine Spitze aus. Der linke Gang stellt erst einen unbedeutenden Vorsprung dar. Schon auf diesem Stadium ist also die Symmetrie des Organs verloren gegangen.

Modell Fig. 19, Ente mit 29 Ursegmenten, gleicher Embryo wie Fig. 16. Der ventrale Teil der Anlage ist deutlich asymmetrisch. Der rechte Gang ist der grössere. Er verläuft in einer nahezu transversalen Ebene um die rechte Dottervene. Links ist die Anlage ein kurzer plumper Zapfen ventral

von der entsprechenden Vene. Der dorsale Gang ist kurz und gedrungen. Er liegt zwischen der ventralen Fläche des Kiemendarms und dem Sinus venosus, verdient also seinen Namen auch in bezug auf die Gefässe. Das Kaliber der Venae vitellinae ist beiderseits annähernd gleich. Ihr Zusammenfluss liegt im Raume zwischen den dorsalen und den ventralen Leberanlagen.

Modell Fig. 20, Ente mit 35 Segmenten. Die ventralen Gänge beginnen sich zu verzweigen, der rechte um seine Dotter-



Fig. 19.
Ente mit 29 Ursegmenten. Gleicher Embryo wie Fig. 16. Solide Rekonstruktion der Lebergegend von vorn. Kaudale und kraniale Leberanlagen. Vergr. 75 fach.

vene herum, der linke der dorsalen Anlage entgegen. Der dorsale Gang ist stark gewachsen; er verläuft an der Ventralfläche des Vorderdarms weit kranialwärts, biegt dann ventralwärts um und nähert sich mit seiner kaudalwärts gerichteten Spitze den Ausläufern des linken ventralen Divertikels. Die Rinne (in der Figur nicht sichtbar), welche die Mündungen der Lebergänge aufnimmt, hat eine ansehnliche Tiefe erreicht. Die ventralen Anlagen stehen durch ein kurzes gemeinsames Rohr mit ihr in Verbindung. Ventral (kaudal) von ihr hat sich

die früher erwähnte Schwelle zu einer niedrigen Wand umgebildet, welche die Furche zu einem seitlich stark platt gedrückten Gange vervollständigt. An seiner Basis sind die ventralen Pankreasanlagen (Pkv) aufgetreten. Das ganze Gebiet hat sich etwas geneigt und verläuft von kranial und dorsal nach kaudal und ventral. Dementsprechend sind die Lebergänge eingestellt: der dorsale ist zum kranialen geworden, und der ventrale zum kaudalen.

Modell Fig. 21, Ente mit 40 Segmenten. Zwischen den beiden Teilen der kaudalen Anlage einerseits und der kranialen

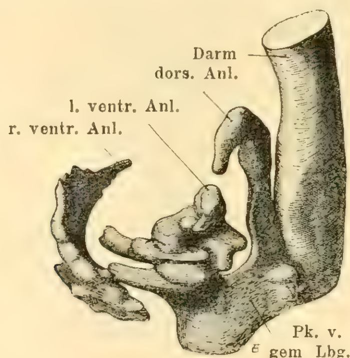


Fig. 20.

Ente mit 35 Ursegmenten. Solide Rekonstruktion der Lebergegend von links und vorn. Leber, ventrales Pankreas. Vergr. 75 fach.

Anlage andererseits haben sich Anastomosen ausgebildet, und zwar hauptsächlich auf Kosten der kaudalen Gänge; von ihnen aus entsteht die Hauptmasse der Lebertrabekel. Das ganze Organ ist namentlich nach rechts hin entwickelt und bildet ein voluminöses, vielfach durchbrochenes Geflecht um die kaudale Verlängerung des Sinus venosus, den Ductus oder Meatus venosus der Autoren. Links ist die Dottervene dünner als rechts; dem entsprechend findet sich auf jener Seite ein zwar dichteres, aber weniger umfangreiches Netz von Leberzellbalken. Der kraniale und der kaudale Gang

münden getrennt voneinander in den Darm; eine gemeinsame Rinne ist an diesem Embryo kaum erkennbar. Der kaudale Gang ist im Begriffe, sich nahe bei seiner Basis aufzublähen (Glbl). Aus dieser Erweiterung geht später die Gallenblase

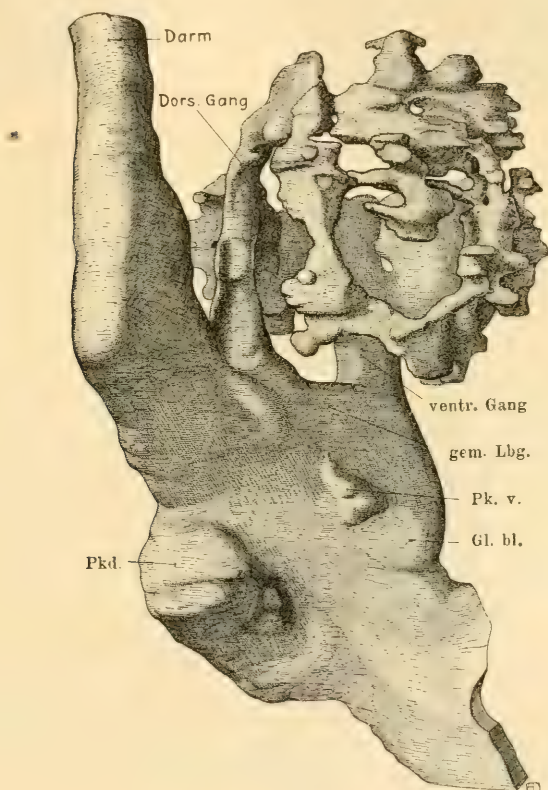


Fig. 21.
Ente mit 40 Ursegmenten. Solide Rekonstruktion von rechts und hinten. Leber, dorsales und ventrales Pankreas, Darm. Vergr. 75 fach.

hervor. Ich kann somit die Angaben Webers (02) über die Entstehung dieses Organs bei der Ente bestätigen. Diese decken sich in manchen Punkten mit denen, die von früheren Autoren, namentlich von Shore (91), Felix (92), Hammar (93, 97)

und Brouha (98) über das Hühnchen gemacht worden sind. Gleich bei der ersten Anlage der Leber von einer ébauche cystique zu sprechen, wie das Brachet (95, 96) getan hat, geht nicht an.

Modell Fig. 22, Ente mit 43 Segmenten. Zahlreiche Trabekel sind im Modelle weggelassen, um einen Blick in das Innere des korbartigen Lebergeflechtes zu gestatten. Die Ab-

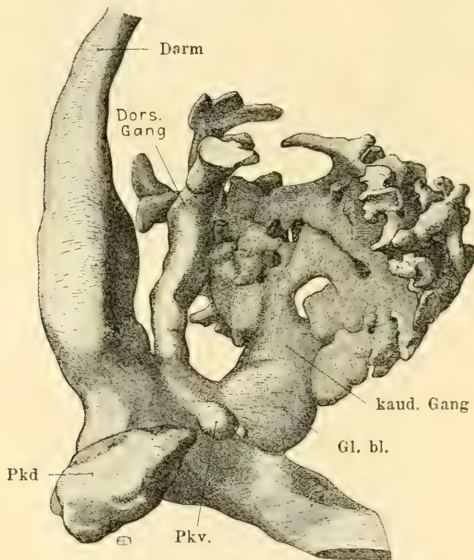


Fig. 22.
Ente mit 43 Ursegmenten. Solide Rekonstruktion von rechts und hinten. Gleiche Organe, wie in Fig. 21. Vergr. 75 fach.

schnürung der Trabekel von dem kaudalen Gange resp. der Gallenblase ist in ihren ersten Anfängen zu erkennen. Durch plötzliche Verengerungen, bisweilen geradezu durch Einschnürungen sind die Zellbalken gegen ihren Mutterboden abgesetzt. Von den Pankreasanlagen dieses Embryo wird an anderer Stelle die Rede sein.

Modell Fig. 23, Ente mit 45 Segmenten. An diesem

letzten Modelle ist die Leber nicht mehr als Ganzes rekonstruiert worden, sondern nur das System ihrer Ausführgänge. Die Gallenblase ist deutlich als solche erkennbar, indem sie sich stark aufzutreiben beginnt. Sie wird durch einen verengten Kanal, den kaudalen Gang, mit der gemeinsamen Mündung der Lebergänge verbunden. Ihre Zusammenhänge mit dem System der Trabekel sind weiter reduziert: sie stellen nunmehr Ductus hepatocystici dar. Deren weiteres Verhalten habe ich nicht verfolgt. Ich verweise darum auf die Angaben Webers und Ferrets (03), welche die hepatocystischen Gänge bei erwachsenen Enten untersucht haben.

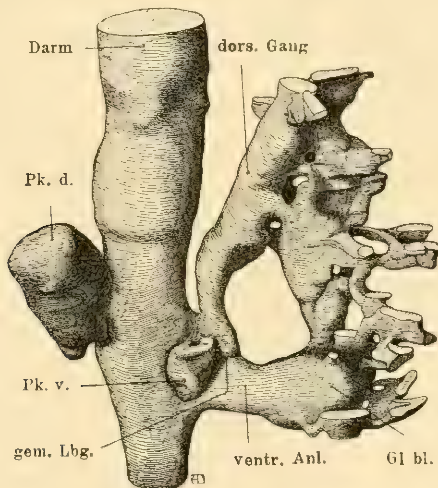


Fig. 23.

Ente mit 45 Ursegmenten. Solide Rekonstruktion von rechts. Lebergänge Gallenblase, Pankreasanlagen. Ductus hepatocystici. Vergr. 75 fach.

2. Entwicklung des Pankreas.

Wenn im Bereiche des Leberfeldes die Divertikelbildung einsetzt, tritt das (dorsale) Pankreas auf. Wie die Leber breitet

es sich anfänglich flächenhaft aus und grenzt sich erst relativ spät als Divertikel ab. Sein Mutterboden ist die Darmrinne, und zwar das Gebiet zwischen und namentlich hinter den Leberstreifen. Durch Höherwerden und stärkere Färbbarkeit der Zellen tritt es als mediane Zone hervor. Seitlich ist der Streifen mit seinen kranialen Partien nur im ersten Anfang deutlich begrenzt; frühzeitig fliesst er mit den kaudalen Enden der Leberanlage zusammen. Vorn und hinten läuft der Streifen in jungen Stadien allmählich aus. Nach der Verschmelzung bilden Leber- und Pankreasareal einen zusammenhängenden anfänglich langgestreckten und im Körper schräg eingestellten Ring. Weber (03) hat auf dieses Verhalten zuerst aufmerksam gemacht und den Ring als hepatopankreatischen bezeichnet. Er wird seitlich von den Leberstreifen, dorsokaudal vom Pankreas und ventrokranial von der Kommissur der Leberanlage bzw. von den Leberdivertikeln gebildet. Die Breite des fertigen Ringes ist in seinen verschiedenen Abschnitten ungleich; vorn und seitlich relativ gering, erreicht sie dorsal einen hohen Wert. Histologisch sind Leber- und Pankreasanlagen im Stadium des Ringes an Cochenille- und Karminpräparaten nicht zu unterscheiden. Sobald sie sich einander bis zur Berührung genähert haben, verschwindet jede sichtbare Grenze zwischen ihnen.

Der Pankreasstreifen geht noch offensichtlicher als die Leberanlage aus der Umwandlung schon vorhandener indifferenter Entodermzellen hervor. Sobald er deutlich erkennbar ist, hat er auch schon seine grösste Längenausdehnung erreicht. Die Differenzierung zu Drüsenzellen geht also im ganzen Areale gleichzeitig vor sich. Vorn und hinten grenzt sich die Anlage erst im späteren Verlaufe der Entwicklung ab.

Auf welcher Entwicklungsstufe das Organ eben nachweisbar wird, ist schwer zu sagen. Schon bei Embryonen mit 16 bis 20 Somitenpaaren treten gelegentlich Epithelverdickungen

in der Darmrinne auf, eventuell sogar deren mehrere, undeutlich getrennt, hintereinander. Sie sind aber äusserst unregelmässig und durchaus inkonstant. Ihre Feststellung und Abgrenzung ist schwierig, denn das Entoderm ist in der Medianebene an sich recht dünn, und die Verdickungen erreichen

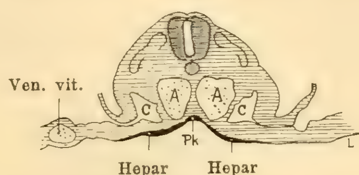


Fig. 24.

Ente mit 21 Ursegmenten. Querschnitt durch die flächenhaften Leber- und Pankreasanlagen. Vergr. 50 fach.

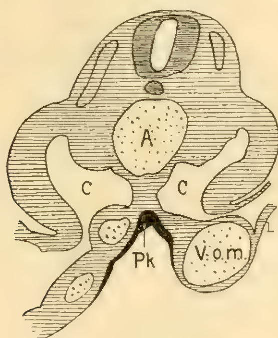


Fig. 25.

Ente mit 32 Ursegmenten. Querschnitt durch die dorsale Pankreasanlage. Vergr. 50 fach.

keinen hohen Grad. Die für Pankreas charakteristische starke Färbbarkeit fehlt ihnen, so dass ich glaube, dass sie zum Pankreas überhaupt keine Beziehung haben. Erst bei Embryonen mit mehr als 20 Somiten wird die Anlage deutlich erkennbar. Die Figg. 24, 25 und 26 zeigen sie im Querschnitt bei Embryonen mit 21, 32 und 35 Segmenten. In Fig. 24 ist der Streifen noch von der Leberzone getrennt; bei den älteren

Embryonen ist die Verschmelzung eingetreten und der hepatopankreatische Ring hat sich geschlossen.

Zum Studium der Lage und der Ausdehnung des Pankreasfeldes wären Medianschnitte am besten geeignet. Solche herzustellen ist jedoch wegen der Krümmung und Torsion der Embryonen nicht möglich. Man muss sich daher damit begnügen, die Enden des Streifens und ihre Lage zu den Meso-

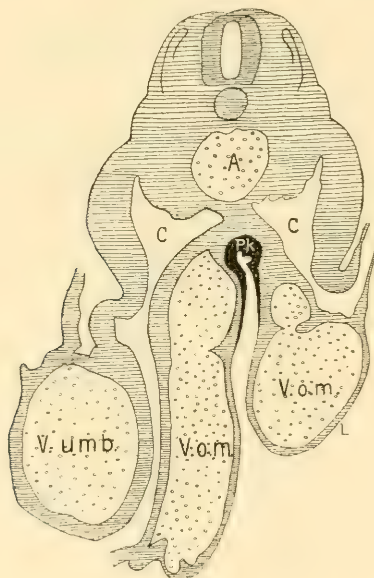


Fig. 26.

Ente mit 35 Ursegmenten. Gleicher Embryo wie Fig. 20. Querschnitt durch die dorsale Pankreasanlage. Vergr. 50 fach.

dermsegmenten an Querschnitten festzustellen. Das erstere gelingt um so leichter, je älter die Embryonen sind, weil die Anlage sich bei ihnen immer klarer abgrenzt. Das letztere wird dagegen mit der fortschreitenden Entwicklung schwieriger, ja unmöglich. Entsprechend den Krümmungen der Embryonen konvergieren die vorderen Ursegmente ventralwärts, die folgenden divergieren und nur die kaudalen sind mit ihren Grenz-

flächen parallel eingestellt. Dazu kommt die schraubenförmige Drehung des Körpers, die bei Enten mit etwa 30 Somiten einen Wert von 90^0 erreichen kann. Wir müssen also bei den älteren Stadien die Lage des Pankreas auf andere Weise zu beurteilen suchen.

Bei einem Embryo mit 21 Somiten erstreckt sich die Pankreasanlage vom 13. bis zum 16. Segment, bei 25 Somiten vom 13. bis zum 17., bei 29 Somiten vom 13. bis zum 16. Daraus ergeben sich zwei wichtige Tatsachen. Erstens dehnt sich die flächenhafte Anlage über 4–5 Segmente aus und zweitens behält sie während längerer Zeit die gleiche Lage in bezug auf die Rumpfmetameren bei. Auf älteren Stufen (25 und mehr Somiten) beginnt das Organ, sich zu einem langen rinnenförmigen Divertikel zu formen, und zwar setzt dieser Prozess am kaudalen Ende der Anlage ein. Dort tritt um dieselbe Zeit die dorsale Queranastomose zwischen den Dottervenen auf. Die topographischen Beziehungen zwischen dem kaudalen Pankreasende und der queren Vene bleiben lange Zeit erhalten, jedenfalls findet man sie noch bei Enten, die $4^1/_2$ Tage lang bebrütet waren. Diese Tatsache berechtigt uns zu der Annahme, dass während dieser Zeit keine Verschiebung des Pankreas dem Darme entlang stattfindet und dass die Bildung des Pankreasganges allein auf Abschnürung beruht, die von vorn nach hinten fortschreitet. Das kaudale Ende der flächenhaften Anlage bezeichnet also schon frühzeitig mit annähernder Genauigkeit den Ort, an dem während einer längeren Periode der dorsale Pankreasgang mündet. Diese Beobachtungen stimmen vortrefflich mit den Angaben von Mayr (97), der bei Selachiern eine ebenfalls kraniokaudal gerichtete Abschnürung der Bauchspeicheldrüse nachgewiesen hat.

Bei einem Embryo mit 31 Somiten dehnt sich die Anlage noch über reichlich zwei Segmente aus. Mit 35 Somiten hat sie sich auf die Länge von $1^1/_2$ Somiten verkürzt und be-

ginnt, sich auch kranial über das Niveau des Darmes zu erheben. Auf Querschnitten (Fig. 26) stellt sie eine Rinne von ansehnlicher Tiefe dar. Ähnliche Befunde bietet ein Embryo mit 38 Somiten. Die Verhältnisse an einem Exemplar mit 40 Somiten sind an dem Modelle Fig. 21 zu studieren. Das Pankreas stellt einen kräftigen, immer noch länglichen Wulst dar. Weiter entwickelt sind Enten mit 43 und 45 Somiten (Figg. 22 und 23). Die Abschnürung geht ihrer Vollendung entgegen und die Drüse wird mehr und mehr gestielt. Am kaudalen Umfange des Ganges liegt immer noch die quere Vene.

Die ventralen Pankreasanlagen tauchen meist auf beiden Seiten gleichzeitig, kurz nach dem Erscheinen des 30. Rumpfmetamers, auf, und zwar als symmetrische Ausstülpungen der kurzen Rinne, die auf diesem Stadium die gemeinsame Mündung der beiden Lebergänge in den Darm darstellt. Die kleinen Divertikel wachsen langsam und behalten ihre Lage an der Basis des kaudalen Leberganges bei, so weit ich ihre Entwicklung verfolgt habe, d. h. bis gegen das Ende des 5. Bruttages (Figg. 20, 21, 22, 23).

3. Die Wachstumsvorgänge.

a) Der hepatopankreatische Ring.

Wir haben bisher gesehen, wie der hepatopankreatische Ring entsteht und wie sein dorsaler Teil zum Aufbau des dorsalen Pankreas Verwendung findet. Es bleibt nun noch das Schicksal seiner seitlichen Partien zu verfolgen übrig, um den früher in Aussicht gestellten Nachweis zu leisten, dass sie tatsächlich hepatischer Natur sind. Wir können das an Hand der gegenseitigen Verschiebungen von Leber und Pankreas. Diese gewähren nicht nur in den Mechanismus der Leber- und Pankreasbildung wichtige Einblicke, sondern auch

in die Entstehungsweise des röhrenförmigen Darmes aus dem flächenhaften Entoderm.

Wir stellen zunächst für eine Reihe von Embryonen die relative Lage folgender Punkte zu den Ursegmenten zusammen: 1. die vordere Darmpforte; 2. das kraniale Ende der Leberanlage; 3. das kaudale Ende der Leberanlage; 4. das kraniale und 5. das kaudale Ende der Pankreasanlage. Die Zahlen bedeuten die Ursegmente; ein Minuszeichen vor einer Zahl will sagen, dass die betreffende Stelle des Embryo so und so viele Ursegmentlängen vor dem vorderen Rande des ersten vorn und hinten scharf begrenzten Somiten gelegen ist. Genauere Angaben von Stufe zu Stufe, etwa in Form einer Kurve, können nicht gemacht werden. Ich musste mich damit begnügen, eine Reihe zusammenzustellen, in der jedes Glied aus dem vorhergehenden entstanden gedacht werden kann. Die Versuche, das gesamte Material in eine fortlaufende Reihe einzuordnen, sind an der starken Variabilität namentlich der jüngeren Stadien gescheitert. Die einzelnen Teile entwickeln sich eben unabhängig voneinander und in ausserordentlich ungleichem Tempo; bald eilt das eine Organ voraus, bald ein anderes. Man darf auch nicht vergessen, dass unter den im Brutschrank gezüchteten Embryonen mancher pathologisch ist und vor dem Ausschlüpfen abgestorben wäre.

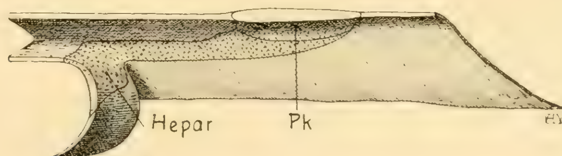
Aus der Tabelle und aus dem Text früherer Abschnitte geht hervor, dass die Pankreasanlage während der ganzen Zeit, in der wir sie verfolgt haben, mit ihrem kaudalen Ende an der gleichen Stelle liegt. Dafür sprechen die konstanten Beziehungen zu den Mesodermsegmenten und zu der dorsalen Venenanastomose. Die vordere Darmpforte und mit ihr die Mündungen der Lebergänge verschieben sich, verglichen mit dem feststehenden Pankreas, kaudalwärts. Daraus ergibt sich, dass die Leberstreifen zur Bildung der Divertikel gewissermassen zusammengeschoben werden, während gleichzeitig

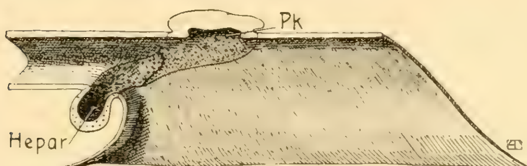
Embr.	Darmpf.	kr. Lbende.	kd. Lbende.	kr Pkende.	kd. Pkende.
6 Urs.	— 3				
10 „	— ½	— ½			
12 „	2	2	5		
15 „	4	4	9		
20 „	4	4	12		
21 „	5	5	13	13	16
25 „	8	8		13	18
29 „				12	16
34 „				15	16
38 „				15	16

dorsal die Abschnürung des Pankreas kaudalwärts fortschreitet. Damit fällt auch der letzte Zweifel an der hepatischen Natur der lang ausgezogenen flächenhaften Leberanlage und der alte Satz von His (74) wird aufs neue bestätigt, dass nämlich die Leber nicht einem lokalen Wucherungsprozess ihre Entstehung verdankt, sondern dass von Anfang an eine ausreichende Anlage aus dem Entoderm herausgeschnitten wird. „Die später den Lebergang umgebenden Zellmassen sind nicht Wucherungsprodukte des Leberganges, sondern faltig zusammengedrängte Streifen des Darmdrüsenblattes.“.

Die Umwandlung des hepatopankreatischen Ringes zu den Drüsenanlagen gewährt vielleicht auch einen gewissen Einblick in die Genese der ventralen Pankreasanlagen. Es scheint mir nämlich möglich, alle drei Pankreasanlagen auf ein und dasselbe flächenhafte Ausgangsmaterial zurückzuführen. Ich lege zu diesem Zwecke drei schematische Figuren vor (Figg. 27, 28 und 29), an denen die Veränderungen am hepatopankreatischen Ringe zu verfolgen sind, wie ich sie mir vorstelle. Die erste (Fig. 27) zeigt den Ring in voller flächenhafter Ausbildung. Die zweite (Fig. 28) stellt den Beginn seiner

Verwendung zu Leber- und Pankreasknospen dar; dorsal stülpt sich die Bauchspeicheldrüse aus, ventral die Leber. Der Ring selbst ist entsprechend verkürzt und steiler aufgerichtet, denn die Drüsen sind einander näher gerückt und gleichzeitig haben sich die Wände der Darmrinne erhoben. Im dritten Stadium





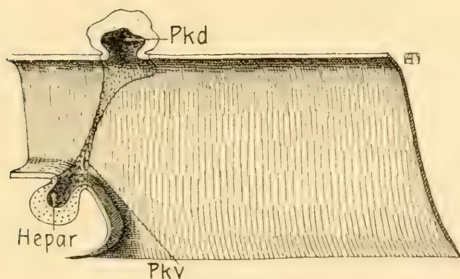


Fig. 27—29.
Der hepatopankreatische Ring und seine Aufteilung zu Leber- und Pankreasanlagen. Schemata.

(Fig. 29) ist der Ring nahezu aufgebraucht. Er ist mit der starken Zunahme des sagittalen Darmdurchmessers und entsprechend seinem Aufgehen in den Drüsenanlagen im Begriffe, entzwei zu gehen. Dabei stelle ich mir vor, es gerate jederseits ein Teil des pankreatischen Ringgebietes in den Bereich der

Leberanlage. So suche ich die ventralen Pankreasknospen von der ursprünglich einheitlichen flächenhaften Pankreasanlage abzuleiten.

Ich bin mir bewusst, dass ich mit dem dritten Bilde (Fig. 29) den Boden der direkten Beobachtung verlassen habe. Trotzdem teile ich mein Schema hier mit, denn es hält sich immerhin mehr an das Tatsächliche, als entsprechende Versuche, die von anderen Autoren in der gleichen Richtung gemacht worden sind. Die Existenz des hepatopankreatischen Ringes steht ausser Zweifel. Und anders, als durch Trennung des Ringes, kann ich mir eine Entwicklung nicht vorstellen, deren Resultat getrennte und getrennt in den Darm mündende Adnexdrüsen sind. Dafür, dass die Trennung in einer Linie erfolgt, durch welche Pankreasteile mit der Leberanlage vereinigt werden, spricht nichts deutlicher als das Auftreten ventraler Pankreasanlagen selbst.

Für einen gemeinsamen Mutterboden beider Drüsen, aus dem sich diese nach dem Prinzip der Arbeitsteilung differenzieren sollten, wie ihn v. Kupffer (93) und Laguesse (94) angenommen haben, fehlt eigentlich jede Grundlage. Die ontogenetischen Befunde tun im Gegenteil eine speziell im Anfang der Entwicklung deutliche Sonderung der beiden Organe dar. Der Amphioxus kann nicht wohl als Gegenbeweis dienen. Er steht mit seinem als Hepatopankreas gedeuteten Darmdivertikel zu isoliert unter den Wirbeltieren, als dass die Befunde an ihm mehr ins Gewicht fallen könnten, wie die an den Embryonen höherer Formen.

Die Webersche (03) Theorie der Leber- und Pankreasentwicklung fällt mit ihrer Grundlage, den Adenomeren. Mit ihr werden wir uns im nächsten Abschnitt auseinandersetzen.

Bromans (13) Ansicht kann ich ebenfalls nicht beistimmen. Broman nimmt primär multiple Pankreasanlagen an. Diese sollen in der Nähe des Leberganges liegen und

während des Längenwachstums des Darmes auseinander gezogen und auf Magen und Dünndarm verteilt werden. Die enge Zusammengehörigkeit von Leber und Pankreas in physiologischer Beziehung wäre dann der Grund dafür, dass nur die 1—3 Anlagen, die dem Choledochus am nächsten gelegen sind, bestehen bleiben. Die anderen atrophieren in der Regel, können aber gelegentlich als versprengte Keime wieder in Erscheinung treten. Gegen diese Theorie ist das gleiche zu sagen, was gegen die Webersche (03) später vorgebracht werden soll: wir dürfen nicht multiple Anlagen annehmen, wo die Einzahl so deutlich sich ausprägt, wie bei der Leber und dem Pankreas.

Zur Erklärung versprengter und überzähliger Pankreaskeime kann meine Ansicht über die Pankreasgenese ebensogut benützt werden, wie die anderen. Es ist nicht schwer, sich vorzustellen, dass vom Pankreasstreifen Teile losgetrennt und, während der Darm in die Länge wächst, verlagert werden. Die Ränder der Anlage sind namentlich in früher Zeit unscharf genug.

Ventrale Pankreasanlagen fehlen nach den Untersuchungen von Picqué (13) auch den Cyklostomen nicht. Nur die Selachier entbehren sie. Man könnte vermuten, dass sich darin ein primitives Verhalten des hepatopankreatischen Ringes zu erkennen gebe.

b) Zur Bildung des Vorderdarmes.

Bekanntlich stehen sich über die Entwicklung des Vorderdarmes immer noch zwei Ansichten entgegen. Die eine ist die durch die Lehrbücher stark verbreitete, die auf His (74) zurückgeht und den Darm durch seitliche Einfaltung und mediane Naht des Entoderms entstehen lässt. Die andere, vielleicht ältere aber wohl weniger allgemein angenommene, hat immer wieder von Zeit zu Zeit Vertreter gefunden, nament-

lich auch unter Forschern, die über die Entwicklung des Perikards und des Herzens gearbeitet haben, so Robinson (03) und in allerletzter Zeit Frazer (16). Nach dieser zweiten Auffassung, wie sie sehr klar auch durch Funccius (09) dargelegt worden ist, liegen in frühen Stadien kranial vom vorderen Ende der Medullarplatte die Rachenhaut und das Perikardialfeld als unpaare Gebilde. Der Vorderdarm entsteht so, dass sich der Embryo über die genannten Bezirke hinüber erhebt und nach vorn schiebt, während Rachenhaut und Perikardialfeld sich umschlagen und unter den Kiemendarm zu liegen kommen.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung der Leber sprechen entschieden für den letzteren Modus und sind schwerwiegende Einwände gegen die Lehre von der Bildung des Vorderdarms durch Abschnürung und Naht im Sinne von His (74). Die Leberanlage tritt an der vorderen Darmpforte auf, während diese noch weit vor der Region des segmentierten Mesoderms liegt, und bleibt an der nämlichen Stelle bis in ein relativ spätes Stadium, in welchem die Darmpforte die Gegend der oralen Zervikalsegmente einnimmt. Entstände nun der Vorderdarm auf Kosten des flach auf dem Dotter liegenden Entoderms durch Einfaltung von der Seite her und durch ventrale Naht, so müsste die Leberanlage frühzeitig in ihn aufgenommen werden. Das ist nicht der Fall und so wird von neuem bewiesen, dass der Vorderdarm durch eigene Wachstumsenergie entsteht (Funccius 09). Er wächst selbständig von dem vor dem Nabel gelegenen Gebiete aus. Die Darmpforte ist nicht in jedem Stadium der Entwicklung etwas anderes dadurch, dass immer neue Entodermteile eingefaltet und median in der ventralen Darmwand verlötet werden. Sie wird vielmehr längere Zeit von dem gleichen Materiale gebildet, möge sie nahe dem vorderen Körperende oder tief in der segmentierten Region des Rumpfes liegen. Der Vorder-

darm ist somit ebenfalls nichts Fluktuierendes, nach dem jeweiligen Stande der Einfaltung und Naht Wechselndes, sondern lange Zeit ein wohl umschriebenes Gebiet, welches von der Rachenhaut bis zur Leberanlage reicht. Die vordere Darmpforte ist nicht in einer Bewegung von vorn nach hinten begriffen, während sich der Vorderdarm ausbildet, sondern sie stellt sicher einen recht stabilen Punkt während einer längeren Periode der Ontogenese dar. Das hat schon Funccius (09) nachgewiesen, indem er zeigte, dass der Darmnabel nur seine Form, aber nicht seinen Umfang ändert.

Die vordere und die hintere Darmpforte resp. die entsprechenden Nabelränder sind Stellen, von denen aus der Darm kranial- und kaudalwärts an Länge zunimmt. Erst ziemlich spät (siehe die Modelle) setzt das Wachstum des Darmes kaudal von der Leberanlage ein. Dafür, dass sich die hintere Darmpforte ähnlich verhält, wie die vordere, d. h. dass auch dort in früher Zeit Anlagen dicht zusammengedrängt sind, die später weit auseinander liegen, spricht der von v. Berenberg-Gossler (13) beschriebene Fall von Kommunikation des Dünndarms mit der Harnblase. Auf Grund dieser Missbildung ist der Autor zu gleichen Anschauungen über die Darmentwicklung gekommen, wie sie durch das Studium der Leberentwicklung nahe gelegt werden.

Auch während die Lebergänge sich bilden und wachsen, ist nichts von seitlicher Einfaltung und Naht zu erkennen. Die Gänge entstehen abgesehen von ihrem Eigenwachstum durch Zusammenschiebung der Leberstreifen, während sich der Embryo über die stabile Darmpforte hinüber nach vorn dehnt. Fände tatsächlich Einfaltung und Nahtbildung statt, so müsste der Gang, der die Drüsenanlage mit dem Darmrohre verbindet, eine viel grössere Länge erreichen, als es tatsächlich der Fall ist. Das ergibt sich ohne weiteres, wenn man an den Modellen das Wachstum der Gänge verfolgt und damit

die Tabelle über die Verschiebung der Darmpforte in bezug auf die Rumpfmetameren vergleicht.

Die Kenntnis der Leberentwicklung zwingt also zu dem Schlusse, dass der vordere Nabelrand am Orte seiner Entstehung längere Zeit liegen bleibt, und dass sich der Embryo über ihn hinweg nach vorn schiebt. Was der ventralen Darmwand vom Auftreten der Leber an kaudal angesetzt wird, ist in der Zeit, während der wir die Entwicklung verfolgt haben, wenig mehr als der gemeinsame Lebergang mit den ventralen Pankreasanlagen. Dass die genannten Teile auf beide Körperhälften verteilt im flach ausgebreiteten Entoderm enthalten sind, ist früher dargetan worden. Trotzdem glaube ich auch hier nicht an ventrale Nahtbildung, und zwar aus dem einfachen, schon von vielen angeführten Grunde: weil eine Naht zu keiner Zeit und auf keine Weise erkennbar ist. Es ist auch keine Missbildung beschrieben, die auf ein Offenbleiben dieser hypothetischen Verschmelzungslinie zurückzuführen wäre. Wo aber am Körper Spalten während der Ontogenese linear verschlossen werden, wie am Nervenrohr, im Bereiche des Dammes und im Gesicht, da bleiben sie auch gelegentlich offen.

Ausser durch Naht kann aber eine flächenhafte Anlage auch auf andere Weise zum Rohre umgeformt werden, nämlich entsprechend dem in der Technik üblichen Verfahren zur Herstellung nahtloser Röhren. Ich stelle mir vor, dass sich ähnliche Prozesse bei der Entwicklung des gemeinsamen Leberganges und bei der Anlage des Darmes kaudal von der Leber abspielen. Ich glaube aber durchaus nicht, dass ein Darmstück im ausgebreiteten Entoderm auch nur in annähernd gleicher Länge enthalten sei, in der es uns später als Rohr entgegentritt. Ich möchte vielmehr dem Eigenwachstum des Darmes aus sich heraus weitaus die grösste Rolle zuweisen.

4. Besprechung älterer Arbeiten.

Meine Schilderung der Leber- und Pankreasentwicklung bei der Ente weicht in so wichtigen Punkten von derjenigen anderer Autoren ab, dass ich die Differenzen nunmehr besonders hervorheben und besprechen muss.

a) Die Adenomeren Webers.

Weber (03) sieht die ersten Anlagen der Leber und des Pankreas schon bei Enten mit zwei Paar Somiten. Ich glaube diese Angabe ablehnen zu sollen. Die von Weber beschriebene Verdickung des Entoderms ist bei Keimen mit wenigen Segmenten allerdings vorhanden. Man vermisst jedoch jede Ähnlichkeit der Zellen mit den Leber- und Pankreaselementen späterer Stadien. Die Epithelien sind nämlich ziemlich unregelmässig kubisch, locker aneinander gereiht, mit blassem Plasma und chromatinarmem Kern. Fester Zusammenschluss und starke Färbbarkeit sind aber die Charakteristika der Leber- und Pankreaszellen. Durch die Höhe der Elemente allein darf man sich nicht leiten lassen. Sonst wüsste ich nicht, wie in späteren Stadien die Leberzone vom Epithel in den lateralen Teilen des Kiemendarms zu unterscheiden wäre, und doch ist das leicht möglich. Die Entodermzellen scheinen vielfach da hoch zu sein, wo sie reichlich Platz zur Entfaltung haben. Das sieht man besonders deutlich im Bereiche der dreiseitig prismatischen Räume, die zu beiden Seiten von Gefässen liegen, die zwischen dem inneren Keimblatte und der Splanchnopleura verlaufen. Ähnliche Verhältnisse bestehen übrigens auch im Ektoderm. Seine Zellen erreichen in der Rinne zwischen dem Medullarrohr und den Ursegmenten ebenfalls eine grössere Höhe als anderswo, und doch ist es noch niemandem eingefallen, daraus besondere Anlagen zu machen. Von Weber (03) ist den geschilderten Epithel-

verdickungen im Entoderm die Bedeutung auf gleicher Höhe nebeneinander liegender primitiver Drüseneinheiten (Adenomeren) beigemessen worden.

Weder in früher, noch in später Zeit lässt sich eine Segmentierung der Leber- und Pankreasanlagen im Sinne Webers nachweisen. Es scheint mir, Weber sei infolge verfehlter Methodik einer Täuschung zum Opfer gefallen. Denn zu seiner Ansicht von der Metamerie der grossen Darmdrüsen ist er nicht durch die unmittelbare Betrachtung von Schnitten gekommen, sondern dadurch, dass er die Dicke des Entoderms graphisch rekonstruierte. Damit kommt man indessen nicht zum Ziel, wie ich mich durch eigene Versuche überzeugt habe. Je mehr die zu prüfende Lamelle sich in Falten legt, um so zahlreicher werden Schräg- und Flachschnitte, an denen die wahre Dicke nicht mehr durch einfache Messung festzustellen ist. Aber auch an dem noch flach auf dem Dotter liegenden Entoderm sind Irrtümer möglich. Denn das Blatt ist nie vollkommen ausgebreitet, sondern stets etwas gewellt, auch bei sorgfältigster Konservierung. Zudem ist die Mächtigkeit des Entoderms so gering, dass zur Messung starke Vergrösserungen nötig sind und Ablesungen auf Mikren genau. Weiterhin sind an jedem Embryo viele Hunderte oder Tausende von Messungen zu machen, denn an jedem Schnitte muss die Dicke für 10 bis 20 Punkte bestimmt werden; die in Betracht kommende Zone des Entoderms erstreckt sich aber über Dutzende bis Hunderte von Schnitten. Da ist es denn doch nicht nur einfacher, sondern auch viel zuverlässiger, einen Teil der Embryonen in Sagittalschnittserien zu zerlegen. Wären die Metameren des Entoderms vorhanden, so müssten sie perlschnurartig hintereinander liegen und an Längsschnitten auf den ersten Blick zu sehen sein. Ist aber an Längsschnitten keine Segmentierung erkennbar, so lässt sich auch keine aus Querschnitten rekonstruieren. Ich besitze Sagittalserien durch Embryonen von

3, 4, 6, 8 und 12 Ursegmenten. An den Medianschnitten sollten die Pankreashöcker, an den lateralen durch den Cölomspalt gehenden die Leberverdickungen Webers (03) zu erkennen sein. Nichts dergleichen ist der Fall. Leider ist es mir nicht möglich, diese Angaben durch Abbildungen zu belegen, weil solche bei mindestens 100 facher Vergrösserung hergestellt werden müssten, um überzeugend zu wirken. Dadurch würde die Beigabe allzugrosser Tafeln bedingt.

Trotzdem ich also die Adenomeren Webers als solche nicht anerkenne, soll nicht geleugnet werden, dass an gewissen Sagittalschnitten das Entoderm scheinbar segmentiert ist. Das trifft aber nur bei jungen Stadien zu, deren Aorten noch gering entwickelt sind und bei denen das innere Keimblatt infolgedessen Gelegenheit hat, mit den Mesodermsegmenten und deren Stielen in enge Beziehungen zu treten. Das Entoderm modelliert sich auf dem Mesoderm und so kommt eine scheinbare Metamerie auch dieses Blattes zustande. Mit einer wirklichen Segmentierung haben solche Bilder natürlich nichts zu tun. Möglicherweise spielen sogar Fixationseffekte bei ihrer Entstehung eine Rolle.

b) Die Lehre von Brachet.

Mit Absicht habe ich so zahlreiche Bilder der sich entwickelnden Leberdivertikel vorgelegt, denn meine Angaben über diesen Gegenstand widersprechen denen von Brachet (96) und von Hildebrandt (02). Nach der Lehre von Brachet ist eine mediane Rinne die erste Andeutung der Leber, und zwar bei allen Wirbeltieren. Die Tatsache ist vorderhand nicht abzuleugnen, dass zu der Zeit, um welche die Divertikel auftreten, bei manchen Formen eine sagittale Rinne durch den ventralen Umfang der vorderen Darmpforte geht. Es fragt sich aber erstens, ob eine solche allen Wirbeltieren zukommt und

zweitens, ob sie, wo vorhanden, als Leberausstülpung aufgefasst werden darf. Beide Fragen müssen verneint werden.

Betrachten wir die Modelle zunächst in bezug auf die Existenz der medianen Rinne. Am Modelle der Ente mit 7 Segmentpaaren (Fig. 1) geht der Boden des Vorderdarms tatsächlich in einer Rinne um das hintere Ende des Herzschlauches herum auf den Dottersack über. Die Rinne entspricht dem Winkel zwischen den beiden Dottervenen; sie ist von beträchtlicher Tiefe und ihre Wände sind unter etwas mehr als 90^0 gegeneinander geneigt. Bei Enten mit 10 Somiten (Fig. 2) findet sich median die beschriebene Rinne wieder, und zwar in den nämlichen topographischen Beziehungen. Sie hat indessen an Tiefe eingebüsst und der Winkel zwischen den Dottervenen ist beträchtlich flacher geworden. Ein Embryo mit 12 Somiten zeigt das Gebilde nur noch schwach ausgeprägt und mit 16 Somiten ist es ganz verschwunden. Den Embryonen mit 18 Segmenten (Figg. 3 und 5) fehlt es ebenfalls vollkommen, ferner einem Exemplar mit 21 Somiten (Fig. 6). Die Figg. 7 und 9 stammen von Enten mit 22 und 23 Mesodermsegmenten. Ihnen fehlt die mediane Rinne, die Leberdivertikel sind aber angelegt. In Fig. 13 (21 Somiten) ist wieder eine Rinne Ri 2 angedeutet; sie ist aber ausserordentlich seicht. Deutlich wird diese zweite Furche erst in den folgenden Stadien (Figg. 14 etc.). Sie ist demnach anderer Natur, als die erste; ihr Auftreten ist zeitlich durch eine rinnenlose Periode von dem der ersten getrennt und erfolgt wohl regelmässig erst nach der Divertikelbildung.

Wir dürfen dabei bleiben: Zur Zeit der ersten Divertikelanlage ist bei der Ente keine mediane Leberrinne vorhanden. Eine solche darf also nicht als erste Spur des drüsigen Organes betrachtet werden. Die Feststellung ihrer Abwesenheit bei einer einzigen Wirbeltierform genügt, um dem Schema von Brachet (96) seine Grundlage zu entziehen. Später werden

wir sehen, dass beim Maulwurfe noch viel weniger von einer Leberrinne im Sinne von Brachet die Rede sein kann, als bei der Ente.

Weber (03) und Hildebrandt (02), die ebenfalls an Enten gearbeitet haben, demonstrieren die Rinne bei Embryonen mit 8 und 11 Ursegmenten. Dass sie später verschwindet und im Beginne der Divertikelbildung fehlt, haben die Autoren übersehen. An sich sind ihre Beobachtungen richtig. Nur dem kann ich nicht beistimmen, dass Hildebrandt (02) schon an den jungen Stadien mit 11 Segmenten die Anlage des kranialen und des kaudalen Ganges zu erkennen glaubt. Was er dafür ansieht, habe ich gelegentlich auch beobachtet. Es sind zufällige Unebenheiten, die nichts mit Lebergängen zu tun haben und anders erklärt werden müssen. Man bedenke doch, dass das Entoderm an der vorderen Darmpforte über die Endothelröhren des Sinus venosus und der Venae vitellinae hinwegzieht und bei der geringsten Schrumpfung dieser dünnwandigen Hohlorgane sich etwas in Falten legen muss. Das Volumen des Sinus ist im Momente der Fixation erheblichen Schwankungen unterworfen und die Füllung der Venen erweist sich in verschiedenen Präparaten als eine verschiedene. Mit solchen Dingen hängen die übrigens völlig regellosen gelegentlichen Leisten- und Dellenbildungen zusammen, die man im Entoderm der vorderen Darmpforte antrifft.

Schon der Umstand, dass die von Brachet (96) so genannte Leberrinne gewissen Formen während der entscheidenden Periode fehlt, lässt vermuten, dass sie auch da, wo sie vorhanden ist, nicht als erste Anlage der Drüse gelten darf. Im gleichen Sinne spricht auch die Tatsache, dass wir die wahre Bedeutung der Furche bei der Ente klar zu erkennen vermögen. Und die Wahrscheinlichkeit ist a priori sehr gross, dass die Rinne überall, wo sie auftritt, den gleichen Bedingungen ihr Entstehen verdankt.

Bei der Ente schlägt sich an der vorderen Darmpforte das Entoderm um den Sinus venosus und den proximalen Teil der Dottervenen herum und geht auf den Dottersack über. Die Gefässe liegen dem Darmblatt enge an und sie sind es, welche das Relief am vorderen Umfang des Darmnabels bedingen. Treffen sich die Venen in einem ausgesprochenen Winkel, so muss eine mediane Rinne vom Boden des Kiemendarms zum Dottersack verlaufen. Verflacht der Winkel, so glättet sich die Rinne und verstreicht schliesslich ganz. Solche Verhältnisse bestehen tatsächlich bei der Ente. Die Rinne wird mit dem Auftreten des unpaaren Herzens deutlich; vorher ist der Kopfdarm durch eine kaudalwärts konkave bogenförmige Kante von der Dotterblase abgesetzt. Bei Embryonen mit etwa 12 Segmenten beginnt der Winkel zwischen den Dottervenen rasch zu wachsen und erreicht einen Wert von 180^0 geraume Zeit bevor die Bildung von Divertikeln einsetzt. Das Auftreten und das Verschwinden der Rinne wird also von der Verlaufsrichtung der Dottervenen beherrscht und steht in keinem Zusammenhang mit der Leberbildung. Damit soll nicht gesagt sein, die Rinne sei für die Leberentwicklung belanglos; sie stellt vielmehr einen Befund dar, der alle Beachtung verdient, weil sie auf das Werden der Leber überall da, wo sie während der Divertikelbildung bestehen bleibt, einen Einfluss ausüben muss.

Das Schema der Leberentwicklung aus einer longitudinalen Rinne ist nie sorgfältig begründet, sondern von Brachet (95) konstruiert worden. Brachet beruft sich in bezug auf die Vögel auf Hammar (93, 97) und Brouha (98). In Hammars Arbeiten kann ich keine Stelle finden, an der er eine nicht weiter differenzierte Rinne als Leberanlage beschreibt. Er erwähnt nur, dass sich die Darmwand im Bereiche der beiden primären Gänge als schmale, tiefe Falte zwischen die Venenschenkel des Herzens vorschiebt. In der Bildung dieser

Leberfalte erblickt Hammar (93) zwar einen gemeinsamen Zug in der Leberentwicklung aller Wirbeltiere, aber nicht die erste Anlage des Organs. Brouha (98) bildet ein Modell vom Hühnchen ab, an dem die Leberfalte ganz allein zu sehen sein soll. Es handelt sich um einen Embryo, der 47 Stunden bebrütet war, weitere Angaben über den Grad seiner Entwicklung werden nicht gemacht. Allein, schon Choronshitzky (00) und später Hildebrandt (02) haben darauf hingewiesen, dass die Abbildung Brouhas (98) auffallend deutlich zwei hintereinander gelegene Divertikel erkennen lässt und dass das Modell in keiner Weise für die einheitliche rinnenförmige Leberausstülpung beweisend ist.

II. Untersuchungen am Maulwurf.

1. Entwicklung der Leber.

An Säugern ist die Leberentwicklung selten bearbeitet worden. Am meisten ist über das Kaninchen bekannt, und zwar namentlich durch die ausführliche Mitteilung von Brachet (95). Berücksichtigung verdienen ferner Angaben Bischoffs (45) über den Hund und Webers (03) über die Fledermaus, sowie Bemerkungen Völkers (02), den Ziesel betreffend.

Der Maulwurf stellt für die Beantwortung einzelner Fragen ein günstiges Material dar. Die Entwicklung der Leber verläuft an ihm nicht nur wesentlich anders, sondern auch übersichtlicher als am Kaninchen. Die Bildung und die Aufteilung des hepatopankreatischen Ringes lässt sich indessen am Maulwurf nur schwer und unsicher verfolgen. Während der entscheidenden Periode sind nämlich die Embryonen so stark gekrümmt, dass ihr Kopf neben das hintere Körperende zu liegen kommt. Die Krümmung ist eine spitzwinklige und bedingt eine so eigenartige Beschaffenheit der Gebiete um die

vordere Darmpforte, dass weder an Längen- noch an Dickenmessungen am Entoderm mit Aussicht auf Erfolg herangegangen werden kann. Die gleichen Verhältnisse machen es unmöglich, bestimmte Punkte des inneren Keimblattes zu bestimmten Ursegmenten in Beziehung zu bringen und auf diese Weise Verschiebungen von Organanlagen exakt zu verfolgen. Die Untersuchungen am Maulwurfe müssen sich aus diesen Gründen fast ausschliesslich auf die Leber beschränken und von der Schilderung der Wachstumsprozesse absehen, so interessant und wichtig diese auch sein mögen.

Die Entwicklung der Leber des Maulwurfs gleicht nur in ihren Hauptzügen derjenigen der Ente; im einzelnen bestehen beträchtliche Unterschiede. Wir können die einzelnen Phasen, wie Anlage und Wachstum des Feldes, Divertikel- und Trabekelbildung, nicht streng auseinander halten, denn sie treten zum Teil gleichzeitig in die Erscheinung. Wir müssten daher, wollten wir die Beschreibung wie bei der Ente gliedern, gleichzeitig ablaufende Vorgänge auseinander reissen.

Histologisch ist die Anlage beim Maulwurf durch die gleichen Eigenschaften ausgezeichnet, wie bei der Ente. Ihre Abgrenzung ist jedoch, abgesehen von dem kaudalen Ende, von Anfang an augenfälliger, weil die Zellen in der Umgebung des Feldes niedriger sind und dadurch in einen klareren Gegensatz zu den zylindrischen Drüsenelementen treten. Auch beim Maulwurf entwickelt sich die Leber im engsten Anschluss an das Venensystem. Um den Vorgang zu schildern, ist es daher nötig, einige Bemerkungen über die Gefässe vorauszuschicken.

In frühen Stadien verlaufen die Dottervenen schräg von hinten lateral nach vorn medial und fliessen am hinteren Ende eines annähernd gestreckten Herzschlauches zusammen. Bei Embryonen in den ersten Phasen der Leberbildung sind sie noch die grössten Gefässe. Sie beschreiben aber nunmehr jederseits einen kranial konvexen von dorsal-lateral nach

ventral-medial und hinten verlaufenden Bogen. In seine Konvexität münden von vorn her die Jugularvenen. Median verschmelzen die Gefässe, die wir nun als Ductus Cuvieri bezeichnen müssen, zum Sinus venosus. Dieser liegt dem hinteren Ende des Kiemendarms ventral an als ein weiter, quer gestellter Blutraum. Das Herz ist schon von ansehnlicher Weite und S-förmig gekrümmt. Der Sinus liegt dorsal und kranial von der Umbiegung des venösen in den arteriellen Schenkel. Das Wichtige an dem Verhalten der Gefässe ist der bogenförmige Verlauf der Venen und ihre und der Ductus Cuvieri Konvergenz von vorn nach hinten, ferner die starke Entwicklung des Sinus venosus in querer Richtung, der dadurch bedingte weite Abstand der Venenschenkel voneinander und die frühzeitige Verlagerung des Sinus dorsalwärts. Die Konkavität des Venenbogens entspricht der ursprünglich ventralen Zirkumferenz der Gefässe. Das Entoderm überzieht, vom Boden des Vorderdarms herkommend, zunächst den Sinus und die beiden wie Hörner von ihm abstehenden Ductus Cuvieri. Weiter verläuft es über die Biegung des Herzschlauches hinweg und bildet dabei den vorderen Rand des Nabels. Alle die genannten Gebilde treten im Relief um die vordere Darmpforte zutage.

Auf welchem Stadium der Entwicklung die Leber eben nachweisbar wird, vermag ich nicht genau anzugeben. Bei einem Embryo mit 10 Segmenten ist noch nichts von ihr zu sehen. Sein Zentralnervensystem ist kranial zum Hirnrohre geschlossen, kaudal stehen die Medullarwülste noch weit voneinander ab. Das Gehörorgan ist als flaches, zum Teil konvexes Feld zylindrischer Zellen angelegt. Das Herz ist unpaar und verläuft gerade. Das vordere Körperende ist ganz wenig ventralwärts abgebogen. Der Kopfdarm ist ein kurzer Blindsack.

Bei dem nächst älteren Exemplare meiner Sammlung be-

sitzt die Drüsenanlage schon eine beträchtliche Ausdehnung. Das entsprechende Modell ist in Fig. 30 abgebildet. Es handelt sich um einen Embryo, an dem sich nach Aufhellung in Nelkenöl 11 Ursegmente zählen liessen. Sein Kopf ist etwas stärker abgebogen. Flache Gehörgruben sind in Bildung begriffen. Das Medullarrohr ist kaudal noch weit offen. Die

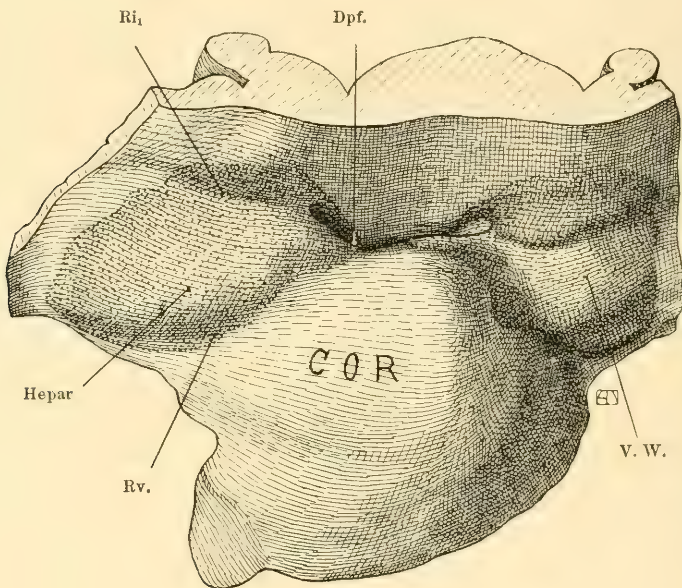


Fig. 30.
Maulwurfembryo mit 11 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und Leberfeld. Vergr. 100 fach.

Gegend der Darmpforte sieht anders aus als bei der Ente. Die Öffnung (Dpf) selbst stellt eine niedrige Querspalte dar, die sich seitlich in zwei flache Rinnen (Ri 1) auszieht. Jede von ihnen ist ungefähr so lang, wie der quere Durchmesser der Darmpforte und läuft allmählich in das flach auf dem Dotter liegende Entoderm aus. Ventral von der Darmpforte befindet sich eine mächtige halbkugelige Wölbung (Cor). Diese wird

dorsolateral jederseits von einer weiteren Rinne begrenzt (Rv). Diese Furchen beginnen flach im ventralen Umfang der Darmpforte und sind lateral- und etwas kranialwärts gerichtet. Sie liegen ventral von den zuerst erwähnten Querrinnen (Ri 1) und

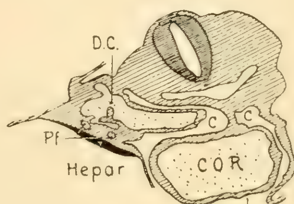


Fig. 31.
Querschnitt durch den nämlichen Embryo. Leberanlage Vergr. 50 fach.

begrenzen mit diesen einen lateral offenen Winkel. Zwischen den dorsalen und den ventralen Rinnen liegt ein querer Wulst (VW). Er beginnt schmal im seitlichen Winkel der Darmpforte, verbreitert sich lateral und wird dort durch eine seichte Furche (in der Figur nicht bezeichnet) unscharf begrenzt,

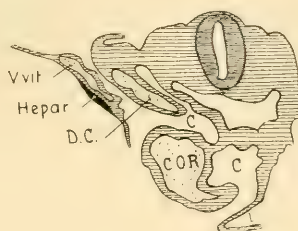


Fig. 32.
Querschnitt durch den nämlichen Embryo. Leberanlage. Vergr. 50 fach.

welche die beiden früher geschilderten Rinnen in nach aussen konvexem Bogen verbindet. Sie stellt gewissermassen die dorsal und kaudal gerichtete Verlängerung der ventralen Rinne dar. Sie ist übrigens nur links deutlich; rechts verliert sich der Querwulst fast ohne Grenze. An Modellen älterer Stadien

(Figg. 33, 34 und 36) ist die Furche höchstens angedeutet. Als besonders wichtiger negativer Befund sei das Fehlen einer medianen Rinne hervorgehoben, die etwa im Sinne von Brachet (95, 96) als Leberanlage gedeutet werden könnte. Die flächenhafte Leberanlage liegt in der Hauptsache über dem

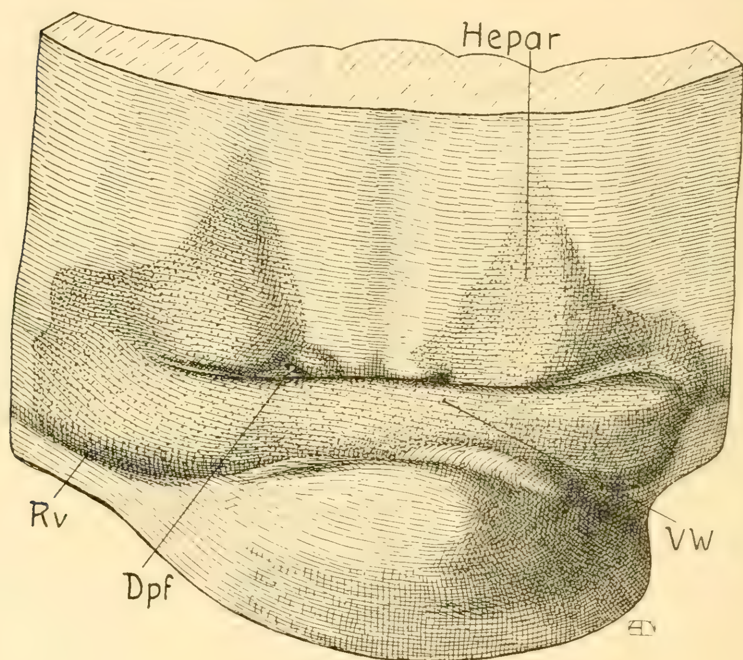


Fig. 33.
Maulwurfembryo mit zirka 14 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und Leberfeld. Vergr. 100 fach.

Querwulst. Kaudal überschreitet sie ihn etwas in das flachliegende Entoderm. Kranial und lateral ist die Zone scharf abgesetzt, nach hinten verliert sie sich ganz allmählich. Gegen den Kiemendarm fällt ihre Abgrenzung besonders schwer.

An Hand der Schnittserie lässt sich feststellen, welche Organe das eben geschilderte Relief bedingen. Unter der medianen Halbkugel liegt das Herz (Cor). Es ist schon stark

gewunden und sein Sinus venosus befindet sich ein gutes Stück kranial von der Umbiegung des Schlauches in seinen arteriellen Schenkel. Unter den seitlichen Querwülsten verlaufen die Ductus Cuvieri als mächtige Gefässe in nach vorn konvexem Bogen zum Sinus. Sie vereinigen sich median unter einem flachen Winkel. Das Leberfeld geht nicht in ganzer Ausdehnung gleich enge Beziehungen zu den grossen Venen ein. An dem Schnitte Fig. 31 ist rechts der Gefässbogen an-

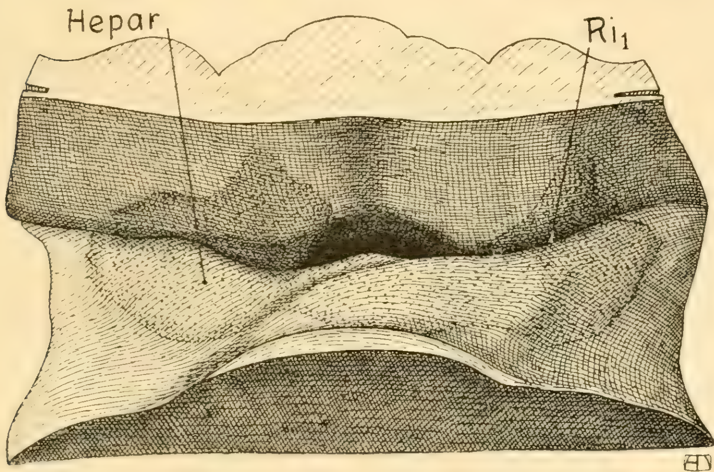


Fig. 34.
Maulwurfembryo mit zirka 17 Ursegmenten. Vordere Darmpforte und Leberfeld. Vergr. 100 fach.

geschnitten, wie er zum Sinus verläuft. Dorsal ergiessen sich Venen der Körperwand in ihn hinein. An ihrem ventrolateralen Umfange ist die Vene nicht mehr einheitlich, sondern durch Mesenchymbalken in ein Netz zerteilt (Pf). Diesem Netze, den ersten Anfängen des Pfortaderkreislaufes, liegt die Leberzone teilweise an. Eine Reihe von Schnitten weiter kranial (Fig. 32) ist die Kuppe des Venenbogens getroffen, ausserdem Venen, die zwischen Splanchnopleura und Entoderm rückwärts ver-

laufen. Diesen ist das Leberfeld dicht angelagert. Schnitte, die kaudal von dem der Fig. 31 durch den Embryo gehen, treffen einerseits den Sinus, andererseits die mächtigen Stämme der zuführenden Venen. Zwischen beiden springt das Entoderm in Form eines Winkels gegen den Kiemendarm vor. Das Leberepithel kleidet diesen Winkel aus und tritt so in Beziehungen zum Sinus, zur Leibeshöhle und zu den Venen. Es schliesst sich deren Lumina teils direkt an, teils durch Vermittlung des Pfortaderkreislaufes. Die frühe Anlage des Pfortadersystems

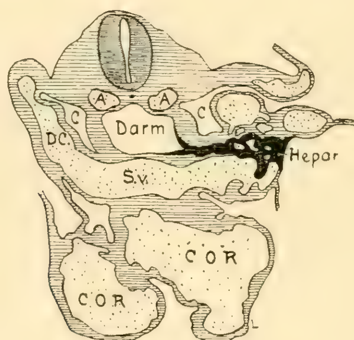


Fig. 35.
Querschnitt durch den nämlichen Embryo. Vergr. 50 fach.

ist insofern wichtig, als dadurch die Bedingungen für die Bildung von Lebertrabekeln ebenfalls frühzeitig gegeben werden.

Für die beiden Antimeren der Anlagen möchte ich, wie bei der Ente, in frühen Stadien die Möglichkeit einer räumlichen Trennung zugeben, obgleich ihr Nachweis an Längs- und Querschnitten unsicher ist. Ich möchte ihr aber auch beim Maulwurf keine hohe Bedeutung zumessen. Die Bildung des Leberfeldes erfolgt gewiss auch hier nicht durch flächenhaftes Wachstum von einem Punkte (oder von zweien) aus in das innere Keimblatt hinein, sondern durch allmähliche Umwandlung indifferenter Entodermzellen zu Leberelementen. In dieser Diffe-

renzierung eilen die lateralen Partien der Anlage den medianen stets voraus. Die Vergrösserung des Feldes kaudalwärts ist beim Vergleiche der Fig. 30 mit den beiden nächsten Modellen (Figg. 33 u. 34) ohne weiteres zu erkennen.

Von einer Metamerie des Gebietes im Sinne Webers (03) kann beim Maulwurfe so wenig die Rede sein wie bei der Ente. Zum Beweise dienen mir Längsschnitte durch das Leberfeld eines Embryo, der etwa gleich weit entwickelt ist, wie der

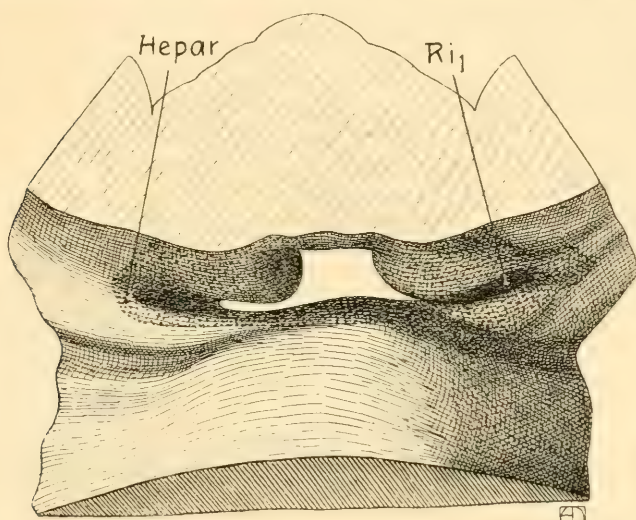


Fig. 36.
Maulwurfembryo. Vordere Darmpforte und Leberfeld. Vergr. 100 fach.

eben beschriebene. Man sieht daran, dass die Höhe der Epithelien in der Tiefe der dorsalen Rinne ihren höchsten Wert erreicht und dass sie von da kranial- und kaudalwärts gleichmässig abnimmt. So wenig wie bei diesem Embryo lassen sich an Sagittalschnitten anderer, jüngerer und älterer, Adenomeren beobachten.

Der nächstältere Embryo, dessen Darmpfortenmodell in Fig. 33 vorliegt, besitzt zirka 14 Ursegmente, eine weit offene

Gehörgrube und einen weiten hinteren Neuroporus. Er zeigt gewisse Fortschritte gegenüber dem ersten. Das Relief des vorderen Nabelrandes ist zwar in seinen Elementen das gleiche geblieben. Die Wülste der Venenschenkel sind mit einer medianen queren Erhebung, welcher der Sinus venosus zugrunde liegt, zu einem einheitlichen Gebilde zusammengeflossen. Es liegt ventral von der Darmpforte und wird durch eine ebenfalls einheitliche Querrinne vom Herzwulste getrennt. Die lateralen Teile dieser Rinne entsprechen den ventralen Rinnen der Fig. 30; der mediane Abschnitt ist neu hinzugetreten. Die

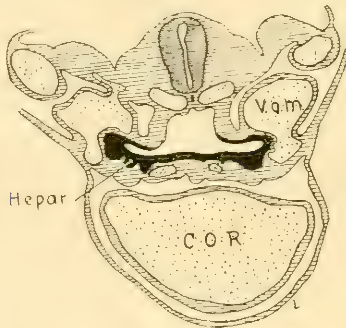


Fig. 37.
Querschnitt durch den nämlichen Embryo. Verg. 50 fach.

Furchen, die von den Ecken der Darmpforte ausgehen, sind besonders medial tiefer geworden. Sie verlaufen nicht mehr rein transversal, sondern vom Kiemendarm aus lateral- und zugleich kaudalwärts. Das Leberfeld hat sich nach hinten verlängert. Seine Hauptmasse überzieht die Venenschenkel des Herzens und ihre Fortsetzung bis zum Sinus. Die streifenförmigen hinteren Partien sind ähnlich gelagert wie in den vorigen Stadien und bei der Ente: an der Grenze zwischen Ursegment- und Seitenplatten und ventral von diesen, also im Bereiche der Drüsenrinnen von His (68, 74) und des Cöloms.

Das Modell Fig. 34 stammt von einem Embryo mit zirka

17 Somiten. Der vordere Teil seines Körpers einschliesslich des Herzens ist rechtwinklig gegen die hinteren Partien abgebogen. Das Gehörbläschen hat sich bis auf eine feine Öffnung geschlossen, liegt aber noch dicht unter dem Ektoderm. Der Venenwulst und die Rinne, die ihn gegen das Herz abgrenzt, sind undeutlich geworden; die Furchen aber, die von den Ecken der Darmpforte ausgehen, haben sich so stark vertieft, dass ihre Wände fast aneinander liegen (Ri 1). Der Kiemendarm beginnt in seinem hinteren Abschnitte höher zu werden und mit ihm die Darmpforte. Von ihr aus schlägt sich das Entoderm

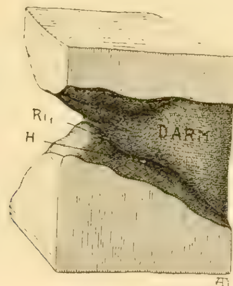


Fig. 38.

Maulwurfembryo. Vordere Darmpforte und kaudales Ende des Vorderdarms vom Darmlumen aus. Linke Körperseite. Anlage des Hepaticus. Vergr. 100 fach.

ventralwärts auf den Sinus venosus und das Herz hinüber. Die Leberanlage ist nicht mehr rein flächenhaft, sondern sie ist zur Bildung von Trabekeln übergegangen. Der Schnitt Fig. 35 geht auf der rechten Körperseite durch den Ductus Cuvieri und trifft diesen der Länge nach. Links ist die Gegend der von der ventralen Darmpfortenecke nach aussen verlaufenden Rinne (in den Modellen Ri 1) getroffen; wenige Schnitte weiter kaudal öffnet sich ihre Lichtung. Das Leberepithel bildet an dieser Stelle eine ansehnliche Zellmasse, die durch Gefässe in Balken aufgeteilt ist. Diese Gefässe sind nichts anderes, als die schon

bei dem Embryo beschriebenen, von dem das Modell Fig. 30 stammt, nämlich die Anlage des Pfortaderkreislaufes. Median ist noch nichts von Trabekelbildung zu sehen; man kann sich sogar fragen, ob hier die Epithelien schon zu Leberzellen differenziert sind. Die gleichen Befunde sind an Längsschnitten durch Embryonen dieses Alters zu erheben.

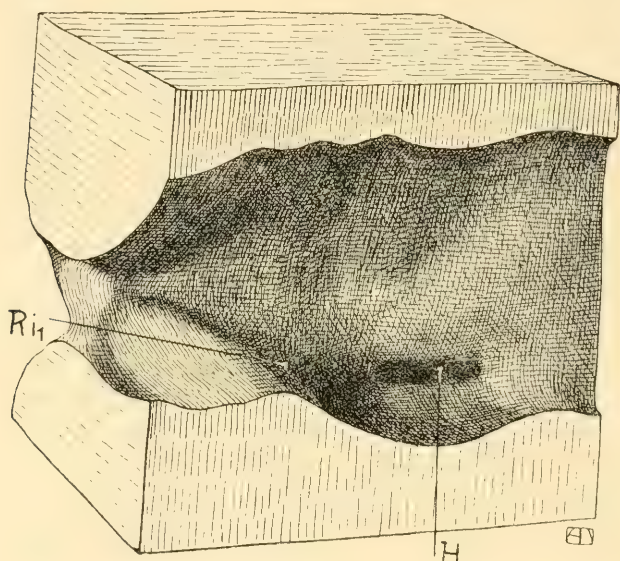


Fig. 39.
Maulwurfembryo. Die gleichen Partien, wie am vorigen Modell, weiterentwickelt. Vergr. 250 fach.

Der nächste Embryo, den ich zur Beschreibung auswähle, ist schon mehr als rechtwinklig gekrümmt. Er besitzt kräftige Nabelvenen, welche den Venae omphalomesentericae an Umfang etwa gleichkommen. Das Lebergebiet ist in der früher eingeschlagenen Richtung weiter entwickelt (Fig. 36). Der Boden des Vorderdarms geht in gleichmässiger Rundung auf das Gebiet des Herzens über, die Venen treten im Relief kaum mehr hervor. Die Darmpforte ist viereckig und etwa so hoch wie

breit. In ihren lateralen Ecken liegen die seitlichen Rinnen. Sie sind zum grössten Teil in das Innere des Darmes aufgenommen und verlaufen von vorn medial nach hinten lateral. Der Grund dieses Verhaltens liegt in der mehr longitudinalen Einstellung der Venen. Die hintersten (äussersten) Enden der Furchen verlieren sich nicht mehr, wie früher, allmählich nach der Seite hin, sondern sie enden, etwa in gleicher Höhe wie das Leberfeld, durch eine deutlich sich erhebende Kante begrenzt.

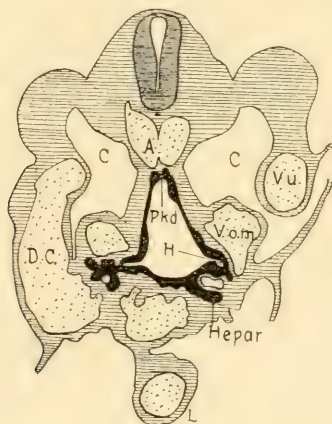


Fig. 40.
Maulwurfembryo. Querschnitt durch Leber und Pankreas des vorigen Embryo. Vergr. 50 fach.

Der Boden des Darms und der ventrale Umfang der Darmpforte sind nach wie vor eben geblieben. Die ventrale Darmwand setzt sich jederseits in den Boden der Rinne fort. Die bilateral symmetrischen trabekulären Leberanlagen erweisen sich auf den Schnitten (Fig. 37) als schon ziemlich komplizierte Balkensysteme. Median sind indessen immer noch keine Wucherungen aufgetreten.

Die Modelle der beiden nächsten Stadien (Figg. 38 u. 39) wurden durch Medianschnitte zerlegt, um die Rinnen im Entoderm besser übersehen zu können. Die Figuren zeigen die innere

Fläche des Vorderdarms in dessen hinterstem Teil. Fig. 38 stammt von einem Embryo, dessen grösste Länge 3 mm betrug. In der Gegend der Darmpforte war er spitzwinklig geknickt, sein Kopfende lag weit hinter dem Herzen dem flach ausgebreiteten Entoderm gegenüber. Das Darmlumen ist vorn zur hohen aufrechten Spalte geworden; hinten, im Bereiche der Pforte, ist es weit geblieben, wie in früheren Stadien. Die Rinnen sind noch stärker medianwärts gewendet als ehedem und öffnen sich in das Darmlumen hinein. In der Tiefe der Rinne beginnt sich jederseits an zirkumskripter Stelle eine schlitzförmige Tasche (H) zu bilden, die nach aussen und etwas nach vorn gerichtet ist. Diese Vertiefungen sind die Anlagen des rechten und des linken Leberganges. Der Boden des Darmes steigt von vorn ventral nach hinten dorsal in gerader Linie zur Schwelle der Darmpforte auf, um sich dann ventralwärts über das Herz hinweg auf die Nabelblase umzuschlagen. Auf den Schnitten sieht man, dass sich die Lebergänge in den Winkel zwischen den Venae emphalomesentericae und dem Sinus venosus hineindrängen und dort jederseits mit einem System von Trabekeln in Verbindung stehen. Die Venen sind rechts und links gleich stark und verlaufen annähernd parallel von hinten nach vorn zum quergestellten Sinus.

Der nächste Embryo (Fig. 39) ist so stark geknickt, dass das vordere Ende seines Hirnrohres beinahe die Allantois berührt. Die Entodermrinnen verlaufen nun fast longitudinal und die Lebergänge (H) stehen lateralwärts von ihnen ab. Unmittelbar vor der Darmpforte, auf der Höhe der Leberanlagen, liegt eine Vertiefung im Vorderdarmboden. Schon am Modelle, noch deutlicher am Schnitte Fig. 40, der vom nämlichen Embryo stammt, sieht man, wie das Lebergebiet sich allmählich gegen den Darm abzugrenzen beginnt. So entsteht ventral vom eigentlichen Darmlumen ein Raum, in den sich die beiden Lebergänge öffnen und der als erste Anlage des gemeinsamen Leberganges

zu betrachten ist. Die Venae omphalomesentericae verlaufen rechts und links vom Darmrohr als gleich starke Gefässe. Die Lebergänge umfassen den ventralen Umfang der Venen. Die Trabekel füllen den Winkel aus, der zwischen den Venen und dem Sinus liegt. Die beiden parenchymatösen Leberanlagen sind immer noch gänzlich getrennt; die medianen Partien der ventralen Darmwand sind frei von Epithelsprossen.

Die folgenden Modelle (Figg. 41 u. 42) sind solide Rekonstruktionen der Leber- und Pankreasgegend. Ihre Oberfläche entspricht der basalen Seite des Epithels. Das Trabekelsystem der Leber zu rekonstruieren, erwies sich leider als nicht durchführbar; die Zellbalken und Gefässe bilden ein zu feines Netz. Dadurch wurde Beschränkung auf die grossen Gänge geboten. Die Verhältnisse der trabekulären Drüsenteile lassen sich übrigens an Hand der Schnittbilder ebensogut übersehen. Die Vorgänge, die nunmehr einsetzen, führen zunächst zur Vereinigung der beiden Drüsenanlagen und zur Bildung eines unpaaren Leber-Darmganges, weiterhin zur Differenzierung der Gallenblase (Fig. 42; gem. Lbg. und Glbl).

Die Verschmelzung der trabekulären Massen erfolgt dadurch, dass auch die medianen Partien der ventralen Darmwand anfangen, Sprossen zu treiben. So entsteht ein einheitlicher transversal eingestellter Drüsenkörper, der mit seinen lateralen Enden die Venae omphalomesentericae ventral im Bogen umgreift (Fig. 43). Gleichzeitig isoliert sich der ventrale Teil des Darmlumens mehr und mehr, so dass die beiden Lebergänge statt, wie früher, einzeln in den Darm zu münden, gemeinsam durch Vermittlung eines kurzen unpaaren Ganges diesen erreichen (Fig. 42). Die primitiven Hepatici werden später undeutlich durch epithelialen Verschluss ihres Lumens und scheinen schliesslich ganz zu schwinden. Vom unpaaren Gange aus verlaufen dann solide Trabekel nach allen Seiten. Noch später beginnt sich sein blindes Ende als Gallenblase (Fig. 43,

Glbl) zu erweitern und abzugrenzen. Die Auftreibung bleibt aber zunächst mit Trabekeln in Verbindung; erst nach und nach lösen sich diese von der Blase los und das Organ bildet dann einen selbständigen, zunächst ganz kurz gestielten Anhang des

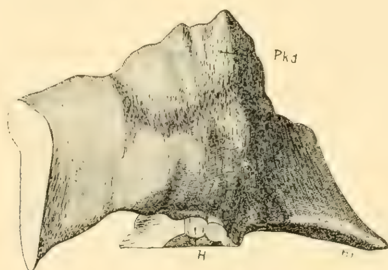


Fig. 41.
Maulwurfembryo. Solide Rekonstruktion der Leber- und Pankreasanlage, von links und etwas von vorn. Vergr. 100 fach.

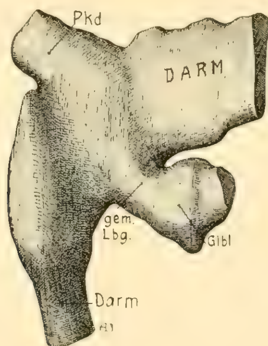


Fig. 42.
Maulwurfembryo. Die nämlichen Anlagen, weiterentwickelt, von rechts und etwas von vorn. Gallenblase. Vergr. 100 fach.

Choledochus (Fig. 44). Die vorübergehenden Verbindungen der Blase mit dem Parenchym müssen, wie bei der Ente, als Ductus hepatocystici angesprochen werden. Ob sich einzelne von ihnen zeitlebens erhalten, habe ich nicht nachgesehen. Noch wäh-

rend die Gallenblase mit Trabekeln in Verbindung steht, wird ihr Lumen mit Epithelmassen angefüllt in der Weise, wie es von Gianelli (11) für das Kaninchen und von Pensa (12) für den Menschen beschrieben worden ist. Später treten Spalträume zwischen den Epithelien auf, und das Lumen wird durch Zusammenfliessen derselben wieder hergestellt. Als Ausstülpung darf die Gallenblase des Maulwurfs so wenig betrachtet

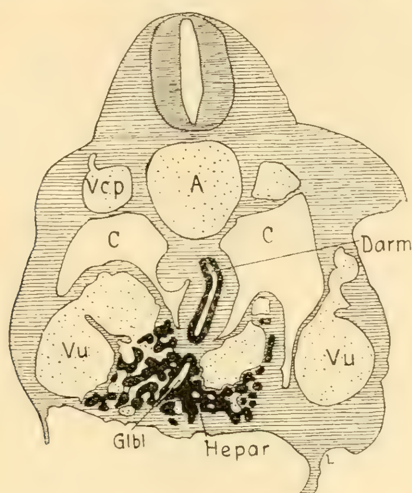


Fig. 43.
Maulwurfembryo. Querschnitt durch den nämlichen Embryo. Leber und Gallenblase. Ductus hepatocystici. Vergr. 50 fach.

werden, wie die der Ente. Eine Ausstülpung müsste von Anfang an gegen die Trabekel abgesetzt sein.

Überblickt man die Leberentwickelung beim Maulwurfe, so ergeben sich die wichtigen Tatsachen, dass weder das Schema von Brachet (95, 96) noch die Adenomerentheorie Webers (03) aufrecht erhalten werden kann. Von einer medianen Rinne, die etwa als Leberrinne gelten könnte, ist zu keiner Zeit etwas erkennbar, noch weniger eine Pars hepatica und eine Pars cystica derselben. Eine Segmentierung der Anlage, für die

Weber (03) an Hand seiner Befunde an der Fledermaus eintritt, ist an zahlreichen Sagittalserien ausgeschlossen worden. Die trabekulären Drüsenanlagen entstehen aus dem unsegmentierten Leberfelde bilateral symmetrisch im Anschluss an das Venensystem. Die Gallenblase entwickelt sich relativ spät als lokale Auftreibung des unpaaren Leber-Darmganges. Dieser selbst tritt nach der Anlage der paarigen Lebergänge auf. Die Blase bleibt lange Zeit allseitig mit den Leberzellbalken in Verbindung.

Aller Wahrscheinlichkeit nach besteht auch beim Maulwurfe ein hepatopankreatischer Ring, der sich während der

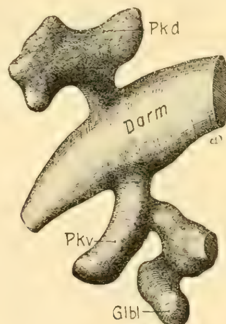


Fig. 44.

Maulwurfembryo. Solide Rekonstruktion von Duodenum, Choledochus, Gallenblase, dorsaler und ventraler Pankreasanlage, von rechts und etwas von vorn. Vergr. 100 fach.

Entwickelung zusammenschiebt und aufgeteilt wird, nur lassen sich diese Vorgänge nicht so weit in die Einzelheiten verfolgen wie bei der Ente.

Die bilateral symmetrische Anlage der Leber, wie wir sie beim Maulwurfe feststellen konnten, stimmt ausgezeichnet mit den alten Angaben, die Bischoff (45) vom Hunde gemacht hat: er bildet auf Tafel 10 seines Buches über das Hundeei zwei bilateral symmetrische Leberdivertikel ab. Noch grössere Übereinstimmung aber besteht mit den Befunden, die Völker (02)

am Ziesel erhoben hat. In seiner Arbeit über die Entwickelung des Pankreas bei den Amnioten teilt Völker (02) mit, dass sich die Leber bei Spermophilus als zwei hohle Ausstülpungen der ventralen Darmwand entwickelt. Von diesen sprossen solide Zellbalken nach allen Seiten hervor. Jede der beiden Ausstülpungen mündet selbständig in den Darm. Völker (02) bemerkt dazu, dass seine Beobachtungen mit dem, was über die Leberentwickelung von anderen Untersuchern beigebracht wurde, nicht zu vereinbaren sind. Den gleichen Angaben begegnen wir in Völkers (02) Arbeit über die Entwickelung des Zwerchfells beim Ziesel.

2. Entwicklung des Pankreas.

Über die Anlage des Pankreas sei nur kurz berichtet, weil wenig Neues beizubringen ist. Zweifellos ist auch beim Maul-

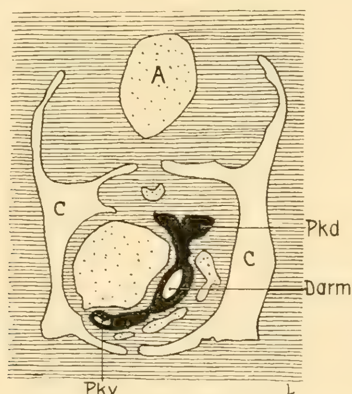


Fig. 45.
Der nämliche Embryo. Querschnitt. Duodenum, ventrales und dorsales Pankreas. Vergr. 50 fach.

wurfe die Drüse in frühen Stadien flächenhaft differenziert. Die Anlage liegt median im Entoderm und anfänglich weit kaudal von der Leber. Segmentiert ist sie zu keiner Zeit. Das

geht mit Sicherheit aus den Medianschnitten hervor, die mir von jungen Embryonen vorliegen bis zu dem Stadium, in welchem die Drehung des Körpers ihre Anfertigung nicht mehr gestattet. Äusserlich, als Divertikel, tritt die Drüse relativ spät hervor (Fig. 41). Dem Zustande der Modelle Figg. 41 und 42 geht ein rinnenförmiger voraus. Er ist im Schnitte Fig. 40 zu sehen. Das Präparat stammt von demselben Embryo wie das Modell Fig. 39. Das Divertikel wird, wie bei der Ente, kaudal durch die dorsale Anastomose der Venae omphalomesentericae abgegrenzt. Zur Zeit der Ausstülpung liegt das Pankreas der Leber beinahe gegenüber und ist nur wenig kaudalwärts gegen sie verschoben. Die ventrale Anlage erscheint spät, erst bei Embryonen mit mächtiger parenchymatöser Leber und deutlicher Gallenblase (Fig. 44). Ob sie einheitlich oder doppelt ist, kann ich nicht sicher sagen, ich vermute aber das erste. Das Modell Fig. 44 und der Schnitt Fig. 45 zeigen das Gebilde, wie es die rechte Vena omphalomesenterica ventral umgreift (Pvk) und der dorsalen Anlage (Pkd) entgegenwächst.

III. Allgemeine Betrachtungen.

Es ist nicht leicht, sich eine allgemeine Vorstellung von der Leberentwickelung bei den Wirbeltieren zu machen und etwa an die Stelle der Schemata von Brachet (96) oder von Weber (03) ein neues und besseres zu setzen. Unsere auf wenige Spezies sich erstreckende Kenntnis ist zu beschränkt und reicht kaum aus, die einzelnen Abschnitte der Drüsenanlage, wie sie uns bei den verschiedenen Formen entgegentreten, auf ihre Homologie zu prüfen.

Eine primitive Gliederung der Anlage irgendwelcher Natur ist nicht festzustellen. Zweifellos ist allein die bilaterale Symmetrie des Feldes, dessen Antimeren durch eine schmale Brücke unter sich verbunden sind. Damit nähern wir uns einer Auf-

fassung, wie sie schon von K. E. von Baer (28), Bischoff (45), Remak (50—55), Goette (67) und namentlich von His (68, 74, 81) auf Grund sorgfältiger Beobachtungen vertreten worden ist und laut welcher die Anlage aus zwei symmetrischen Ausstülpungen oder Gängen besteht. Es sei indessen davor gewarnt, die Antimeren als Anlagen des rechten und des linken Leberlappens zu betrachten. Sowohl bei der Ente als beim Maulwurfe fliessen die Produkte der primitiven Gänge zunächst zu einer einheitlichen Drüsenmasse zusammen. Die anfängliche Symmetrie des Organes erhält sich bei Ente und Maulwurf verschieden lang (siehe die betreffenden Abschnitte im Text und die entsprechenden Modelle), geht aber in beiden Fällen vollständig verloren. Die Lappung ist ein Prozess, der erst in späterer Zeit sich geltend macht und zur Zahl der primitiven Gänge in keiner Beziehung steht.

Der Versuch der Homologisierung soll nur für Maulwurf und Ente durchgeführt werden. Die bilateralen Gänge des Maulwurfes möchte ich den kaudalen Gängen der Ente homolog setzen, mit der Einschränkung indessen, dass beim Maulwurfe die ganze flächenhafte Anlage in ihnen aufgeht, bei der Ente aber nur ein Teil davon. Die Beziehungen der Gebilde zum Darm und zum Gefässystem sind bei beiden Tieren die nämlichen. Aus dem medianen Abschnitte des Gebietes geht die Gallenblase hervor. Die Unterschiede haben im Vergleich mit den genannten gemeinsamen Merkmalen nichts zu bedeuten; sie sind rein quantitativer Natur. Bei der Ente liegen die Anlagen von Anfang an nahe beisammen und es kommt frühzeitig zur Bildung eines unpaaren Verbindungsstückes mit dem Darme. Beim Maulwurf ist die Distanz der Gänge in frühen Stadien gross und die Annäherung an die Medianebene erfolgt langsam. Daher kommt es relativ spät zur Bildung des Choledochus und noch später zur Auftreibung der Gallenblase. Beim Maulwurfe tritt frühzeitig, bevor die beiden Lebergänge ange-

legt sind, durch lebhafte Proliferation des Epithels die Bildung von Trabekeln ein. So entsteht bei dieser Form bald ein ansehnlicher netzförmiger Drüsenkörper, während bei der Ente eine wenig komplizierte geweihähnliche Anlage sich relativ lange erhält.

Eine weitere Analogie soll nicht unerwähnt bleiben. Bei Ente und Maulwurf bestehen zu einer gewissen Zeit Rinnen (in den Abbildungen mit Ri 1 bezeichnet), die von den ventralen Ecken der Darmpforte ausgehen und durch den Verlauf der Gefässe bedingt sind. Die Furchen sind zwar nicht selbst die Anlagen der homologen Gänge beider Spezies, sondern diese entstehen als etwas Selbständiges und Neues in engen topographischen Beziehungen zu den Sulci. Es ist sicher nicht zufällig, dass die Leber sich in so engem Anschluss an das Gefässystem entwickelt. Werden ihr doch durch die Venen die Stoffe zugeführt, die sie umzusetzen hat, und besitzt sie doch im embryonalen wie im ausgebildeten Zustande viel mehr die Struktur eines Epithelkörpers, als die einer exokrinen Drüse. Die Beziehungen ihrer Gefässe zum Epithel sind zeitlebens inniger als bei allen anderen sezernierenden Organen.

Den kranialen Gang möchte ich als eine spezifische Eigentümlichkeit der Vögel betrachten. Er hat wenigstens beim Maulwurfe kein Homologon insofern, als er sich aus der Gesamtanlage nicht als etwas Selbständiges herausgesondert hat. Seine dorsale Lage zum Sinus venosus kennzeichnet ihn als etwas Besonderes. Immerhin ist er keine Neuerwerbung der Vogelleber im Sinne eines Zuwachses, sondern ein selbständiger gewordener Teil des ursprünglich bei allen Formen einheitlichen Leberfeldes.

Man darf das Verhalten der Amniotenleber gewiss mit dem des Pankreas vergleichen. Nach meiner Auffassung ist dieses nicht nur bei den Selachiern, sondern auch bei den Formen mit scheinbar mehreren Anlagen ursprünglich als einheitliches

Feld im Entoderm enthalten. Seine Zerlegung findet jeweilen erst sekundär statt bei der Aufteilung des hepatopankreatischen Ringes. Ähnlich, wie das Pankreas bei vielen Wirbeltieren aller Klassen, wird bei den Vögeln die Leberanlage geteilt. Die Analogie geht aber noch weiter: nach der Zerteilung erfolgt wie beim Pankreas die Wiedervereinigung durch Verschmelzung der aussprossenden Drüsenschläuche. Diese Wiedervereinigung geht gelegentlich so weit, dass beim Pankreas des ausgewachsenen Tieres nur ein einziger Ausführungsgang übrig bleibt. Bei den Vögeln vereinigen sich die Produkte der getrennt aussprossenden Lebergänge wieder und bilden gemeinsam den einheitlichen Drüsenkörper. Ja, die Hauptmasse der Trabekeln löst sich sogar vom kaudalen Gange los und entleert ihr Sekret durch den kranialen Gang. Ob es wohl bei gewissen Vögeln zur vollständigen Rückbildung des kaudalen Ganges kommt und dadurch die Analogie der Entwickelungsvorgänge an Leber und Pankreas eine vollständige wird? Wir wissen es nicht; immerhin ist zu bedenken, dass erwachsene Strausse nur einen Lebergang besitzen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass der zweite sich während der Ontogenese zurückbildet.

Die eigenartigen Abschnürungen der Trabekel, die vom kaudalen Astwerke ausgehen und ihre sekundäre Verbindung mit dem kranialen Gang ist keine spezifische Eigentümlichkeit der Vögel. Denn wir haben auch beim Maulwurfe gesehen, dass von der Stelle der späteren Gallenblasenauftreibung Trabekel hervorsprossen, sich mit dem übrigen Netzwerke verbinden und schliesslich von der Gallenblase sich ablösen. Ein prinzipieller Unterschied gegenüber der Ente besteht nicht. Diese Trabekel fügen sich beim Maulwurfe lediglich einem Netzwerke ein, das von dem gleichen Gange aus entstanden ist und durch den gleichen Gang mit dem Darme zusammenhängt, von dem sie selber ursprünglich ausgegangen sind. Wir begegnen also bei

den Vögeln einem Spezialfalle des wohl allgemein verbreiteten Verhaltens.

Die Entwickelungsgeschichte ist neben der vergleichenden Anatomie der Schlüssel für das morphologische Verständnis der Gallenblase, aber natürlich nur dann, wenn sie gründlich untersucht und richtig beobachtet. Rex (88) hat das Organ kurz und gut als modifizierten Gallengang bezeichnet. Er nimmt auf Grund seiner reichen vergleichend anatomischen Erfahrung an, dass sie ihre Entstehung aus einem bestimmten Abschnitte eines Gallenganges nahm, welcher seine alten Beziehungen als Galle abführender Kanal entweder gleichzeitig noch aufrecht erhalten hat oder im Begriffe ist, dieselbe einzubüssen oder endlich sie gänzlich aufgegeben hat. Im ersten Falle ist das Reservoir mit dem Parenchym durch hepatocystische Gänge verbunden, im zweiten beginnen diese obsolet zu werden und im dritten sind sie gänzlich geschwunden.

Die embryologische Ära schien anfangs für Rex (88) günstig. So beschreibt Felix (92) die Gallenblase beim Hühnchen als eine anfangs ziemlich gleichmässige Erweiterung des kaudalen Ganges, die von Anfang an durch Parenchymstränge mit dem Drüsengewebe in Verbindung steht. Diese werden nach Felix (92) bei manchen Formen zu den Ductus hepatocystici. Als Reste solcher sekundär rückgebildeter Gänge fasst Felix (92) mit Luschka (63—67) die heute nach dem letzteren Autor genannten Luschkaschen Gänge auf. Felix wendet sich ausdrücklich gegen die Ansicht, dass die Gallenblase vom Choledochus aus selbständig entsteht, weil man dann eine sekundäre Verbindung des Ductus cysticus mit dem Netzwerke der Leberbalken annehmen müsste.

Später hat Brachet (95, 96) allen Wirbeltieren gleich von Anfang an eine Pars hepatica und eine Pars cystica der Leberanlage zugeschrieben. Er betrachtet die Gallenblase als ein sehr frühzeitig selbständig angelegtes Organ. Diese Auffassung

ist, ganz abgesehen von ihrer tatsächlichen Unrichtigkeit, viel weniger geeignet, die grosse Variabilität der Gallengänge, vor allem aber die so häufige Existenz von Ductus hepatocystici dem Verständnis näher zu bringen. Hammar (97) hat sicher recht, wenn er die primäre Zweiteilung der Leberanlage verwirft mit der Begründung, dass auch der Ductus cysticus an der Trabekelbildung teilnehme. Bei der Entwickelung der Gallenblase aller Amnioten, die genauer untersucht worden sind, findet keine Ausstülpung und Abschnürung statt, wie Brachet (96) will, sondern lediglich Auftreibung eines Ganges, der anfangs mehr oder weniger vollständig mit Trabekeln besetzt ist. Dass sich die Blase mit der Zeit fast oder ganz isoliert, beruht auf der Rückbildung ihrer parenchymatösen Verbindungen und auf der Ausbildung der mesenchymatischen Anteile ihrer Wand. Diese Vorgänge scheinen beim Kaninchen nicht so klar sich abzuwickeln, wie beim Maulwurfe, weil die Leber des Kaninchens lange aus einer kompakten, von Gefässen nicht in Trabekel aufgeteilten Zellmasse besteht. Aber nicht nur der Maulwurf, sondern auch das Hühnchen (Felix 92) und die Ente (Weber 03) widerlegen Brachet (96).

Die Reptilien wurden zu wenig eingehend untersucht, um in Fragen der Gallenblasenentwickelung beweisend mitsprechen zu können, und die Amphibien sind für unsere Frage ungünstiges Material. Das Verhalten der Selachier ist fraglich, aber es ist nicht ausgeschlossen, dass die Gallenblase auch bei ihnen als erweiterter Gang im Sinne von Rex (88) betrachtet werden muss. Brachet (95) ist der einzige, der das Auftreten der Blase in ganz frühe Zeit verlegt. Alle anderen Untersucher beschreiben sie erst, nachdem die Leberanlage einen gewissen Grad der Entwickelung erreicht hat. Balfour (78) spricht dabei von einer Erweiterung (dilatation) am vorderen Ende des medianen Leberganges, Scammon (12—13) allerdings von einer medianen Ausstülpung (outpouching).

Parenchymatöse Verbindungen der Blase mit den Trabekeln sind meines Wissens bei Selachiern unbekannt, ebenso hepatocystische Gänge. Die anfänglich solide Leberanlage bei Knochenfischen ist zur embryologischen Entscheidung der Frage nach der Stellung der Gallenblase nicht günstig. Die Befunde von Leber-Blasengängen sprechen aber für Rex (88).

Wir dürfen also wohl zu der Auffassung von Rex zurückkehren und die Gallenblase als modifizierten Gallengang betrachten.

IV. Zur Pathologie.

Für die pathologische Anatomie der Leber ist die Entwickelung der Drüse in mehrfacher Hinsicht eine Grundlage. Ich erinnere an die abnorme Furchung und Lappung des Organs und an die Bildung von Nebenlebern, an die Mehrfachbildungen der Blase und einzelner Gänge, an die Befunde von sogenannten abnormen Gallengängen, an die Atresien verschiedenen Grades und verschiedener Lokalisation, endlich an die Gewebsmissbildungen und Hamartome. Über alle diese Vorkommnisse besteht eine umfangreiche Literatur. Ihr grosser Wert liegt in der Anhäufung eines reichen und gut beschriebenen kasuistischen Materials. Die theoretischen Betrachtungen und die Deutungsversuche, die von manchen Autoren zu den Beobachtungen gegeben werden, sind indessen vielfach revisionsbedürftig, gelegentlich geradezu absurd. Ist doch in neuester Zeit behauptet worden, das Fehlen der Gallenblase könne durch Druck auf die Leberanlage infolge von Fruchtwassermangel erklärt werden.

Es würde natürlich den Rahmen einer embryologischen Arbeit weit überschreiten, sollte hier das ganze pathologische Material eine kritische Sichtung und Durcharbeitung erfahren. Einige prinzipielle Bemerkungen mögen genügen. In bezug auf die Literatur verweise ich auf Courvoisier (90), Be-

neke (07), Veszprémi (15), Buzik (16), sowie auf die Referate in Lubarsch-Ostertags Ergebnissen, in Schwalbes Jahresberichten, im Zentralblatt für Pathologie und auf die Literaturangaben im Anatomischen Anzeiger.

Die Fragen nach der normalen und abnormen Furchung und Lappung können von der Entwickelung des rein entodermalen Leberanteiles aus nicht in Angriff genommen werden, sondern nur dann, wenn man die Bildung der Lebergefässe, des Zwerchfells und der Mesenterialduplikaturen in den Kreis der Betrachtungen mit einbezieht. Für die Entstehung der Nebenlebern kommen ausserdem die postfetalen Rückbildungsvorgänge in Betracht.

Scheinbare Doppelbildungen der Gänge brauchen nicht unter allen Umständen tatsächlich solche zu sein; sie können durch ungleiches Wachstum verschiedener Gangabschnitte vorgetäuscht werden. Es geht z. B. nicht an, ohne weiteres von Verdoppelung des Choledochus zu sprechen, wenn zwei getrennte Gänge von der Leberpforte gegen das Duodenum verlaufen und sich erst in der Nähe der Papille vereinigen. Es lässt sich denken, dass in solchen Fällen gelegentlich der gemeinsame Lebergang kurz geblieben ist und dass die beiden Hepatici sich entsprechend verlängert haben. In diesem Sinne würde gleichzeitige tiefe Einmündung des Cysticus sprechen.

Eine grosse Anzahl abnormer Gänge, gelegentlich sogar die scheinbare Verdoppelung eines Gallenganges, kann auf Persistenz und Weiterentwickelung normaliter sich zurückbildender Parenchymteile beruhen. Am sichersten trifft diese Deutung für hepatocystische Gänge zu.

Die doppelte Gallenblase und ihr gänzlicher Mangel müssen zusammen beurteilt werden. Es sei an Befunde bei Tieren erinnert, z. B. an Rindern, bei denen zwei Gallenblasen an einer Leber nicht selten angetroffen werden, oder an der Giraffe, die 0—1—2 Gallenblasen besitzen kann. Wie diese Verhältnisse

zustande kommen, wissen wir nicht. Man kann sich vorstellen, dass die Gallenblasenerweiterung von der typischen Stelle des gemeinsamen Ganges auf die Hepatici rücken kann oder dass sie durch Spaltung gelegentlich eine Zweiteilung erfährt. In dem letzteren Sinne könnten die Fälle von mehr oder weniger vollständiger Septierung des Organes gedeutet werden. Man darf aber nicht vergessen, dass eine Scheidewand auch erst in späterer Zeit auf Grund der vorübergehenden Okklusion entstehen kann. Solche Prozesse würden zu den Atresien hinüberleiten.

Mangel der Gallenblase ist bei manchen Fischen, Vögeln und Säugern ein konstanter, bei anderen ein bisweilen zu erhebender Befund. Embryologische Untersuchungen in dieser Richtung liegen nur von Scammon (16) vor, und zwar an Tauben und Ratten. Bei der Taube wird eine Gallenblase angelegt und zu ansehnlicher Grösse entwickelt, verfällt aber später der Rückbildung. Bei der Ratte lässt sich nur eine minimale Andeutung des Organs in frühen Stadien nachweisen, in späteren fehlt es gänzlich. Hier wäre vielleicht, wie das Scammon (16) tut, das Verhalten der Petromyzonten anzureihen: larval werden Blase und Gänge angelegt und vollkommen ausgebildet, im erwachsenen Zustande der Tiere obliterieren Blase und Gänge in ganzer Ausdehnung.

Wir dürfen wohl annehmen, dass beide Antimeren des embryonalen Entoderms Gebiete enthalten, deren prospektive Bedeutung darin besteht, sich an der Bildung der Gallenblase zu beteiligen. Ihrer prospektiven Potenz nach sind sie indessen befähigt, einzeln das Reservoir aufzubauen. Offenbar besteht nun ein bei einzelnen Formen sogar individuell stark schwankendes Verhalten dieser Potenz, indem sie das eine Mal sich ganz auswirken kann, das andere Mal früher oder später unterdrückt wird.

Die Fälle von Obliteration und gänzlichem Fehlen grösserer

oder kleinerer Abschnitte der Gallenwege gehören zusammen. Sie sind nur graduell verschieden. Die Befunde sind exquisit pathologisch und haben in der vergleichenden Anatomie und in der Entwickelungsgeschichte nur entfernte Analogien. Eine Erklärung des pathologischen Vorganges liefern diese an sich nicht. Als solche Analogien wären zu nennen die Obliteration der Gänge und der Blase bei den Petromyzonten, der Abbruch der hepatocystischen Parenchymbrücken während der Bildung der Gallenblase, die im ersten Anfang solide Leberanlage gewisser Formen, wie der Taube und der Knochenfische. In näheren genetischen Beziehungen zu den kongenitalen Obliterationen steht vielleicht der vorübergehende epitheliale Verschluss, den nicht nur die Gallenwege (Gianelli 11, Pensa 12) zu einer gewissen Zeit erleiden, sondern auch das Duodenum und der Ösophagus (Tandler 00). Ferner drängt sich der Vergleich mit der Atresia ani auf. Diese verhält sich anatomisch genau so, wie die Gallengangsatresien. Sie kann auf eine kurze Strecke beschränkt sein und den Versuch operativer Beseitigung erlauben, sie kann aber auch so weit gehen, dass das Integument der Analbucht viele Zentimeter von dem blind endenden Colon entfernt ist. Bald vereinigt in solchen Fällen ein bindegewebiger Strang das Darmende mit dem Gebiete des Anus, bald ist auch ein solcher nicht mehr nachzuweisen. Der Vergleich der beiden Missbildungen wird dadurch besonders nahegelegt, dass auch die Analmembran ein rein epithelialer Verschluss ist, genau wie die vorübergehende Okklusion der Gallenwege.

Ich möchte indessen doch davor warnen, einseitig auf die physiologischen epithelialen Verschlüsse zu greifen, um die Atresien am Darme und seinen Adnexen zu erklären. Es gibt sicher Fälle (Veszprémi 15) von Volvulus, vielleicht auch solche von Intussuszeption und Ventilverschluss am fetalen Darme mit nachfolgender hämorrhagischer Infarzierung, Ent-

zündung und Narbenbildung, deren Folge ausgedehnte Atresien sein können. Die primäre Ursache solcher Störungen mag in Anomalien der Mesenterien, der Gefässe, des Dotterganges oder der Darmmuskulatur und ihrer Innervation liegen. Ich frage mich, ob Knickung und Strangulation nicht auch im Gebiete der Gallenwege denkbar wäre, ferner ob nicht auch einmal ein Ventilverschluss zu dauernder Okklusion führen könnte, z. B. bei abnormer Bildung der Heisterschen Klappe.

Sobald eine Leber vorhanden ist, darf man von Aplasie der Gallengänge (mit Ausnahme der Gallenblase) in keinem Falle sprechen. Wo sich eine parenchymatöse Leber gebildet hat, da lag sie auch einmal als Keimbezirk im Entoderm. Wenn sie sich sekundär von ihrem Mutterboden löst, muss das durch das Stadium einer gang- oder strangförmigen Verbindung hindurch geschehen. Diese Verbindung kann nur untergehen, sie kann aber unmöglich nicht angelegt werden. Felix (92) hat die Entwickelung der Leber mit der Bildung der Niere verglichen. Er hat darauf hingewiesen, dass bei diesem Organe Drüsensubstanz und Ausführungsgänge an verschiedenen Stellen gebildet werden, nämlich im Nierenblastem und vom Wolffschen Gange aus. Dieser Vergleich ist irreführend und nicht zutreffend, denn Leber und Gallengänge entstehen aus einer einheitlichen Anlagesubstanz. Wäre der Vergleich von Felix richtig, so fiele es den Pathologen leicht, die Fälle zu erklären, in denen die Verbindung der Leber mit dem Darme fehlt. Das Parenchym müsste sich allein entwickelt haben und die Gänge wären ausgeblieben oder hätten doch den Anschluss verpasst. Diese unrichtige Auffassung ist tatsächlich ausgesprochen worden.

Gewebsmissbildungen und auf ihrem Boden Hamartome im Sinne von Albrecht können in der Leber während einer sehr langen Periode, vielleicht zeitlebens, entstehen. Es wird daher in jedem Falle nötig sein, alle Verhältnisse genau in Be-

tracht zu ziehen, um die teratogenetische Terminationsperiode zu bestimmen. Vielfach wird es nur vermutungsweise oder gar nicht gelingen. Von grösster Bedeutung ist die korrelative Entwickelung des Gefäss-Bindegewebsapparates und des Parenchyms, die zunächst zur netzförmigen, dann zur Läppchenstruktur der Drüse führt. Ferner sei auch hier wieder an die Entwickelung und Rückbildung von Anastomosen zwischen Parenchymsprossen erinnert, endlich an die Rückbildungen, die zur Entstehung der Vasa aberrantia und der fibrösen Leberanhänge führen.

Basel, den 13. Juli 1918.

Verzeichnis der Abkürzungen.

C	Cölom.
Dpf	Vordere Darmpforte.
A	Aorta.
D. C.	Ductus Cuvieri.
V. vit.	Vena vitellina.
V. om.	Vena omphalomesenterica.
V. u.	Vena umbilicalis.
Pf	Anlage des Pfortadersystems.
Hepar	Leber.
kran. Anl.	Kraniale Anlage der Leber.
kaud. Anl.	Kaudale Anlage der Leber.
dors. Anl.	Dorsale Anlage der Leber.
ventr. Anl.	Ventrale Anlage der Leber.
H	Hepaticus.
gem. Lbg.	Gemeinsamer Lebergang.
Sch	Schwelle, die ventrale Wand des gemeinsamen Leberganges bildend.
Glbl	Gallenblase.
Pk	Pankreas.
Pkd	Dorsales Pankreas.
Pkv	Ventrales Pankreas.
R	Durch die Konvergenz der Dottervenen bedingte Rinne im Entoderm.
Ri 1	Paarige bilaterale Rinnen, in deren Bereich Leberdivertikel auftreten.
Ri 2	Unpaarige mediane Rinne, die nach der Leberdivertikelbildung auftritt.
Rv	Rinne im Entoderm zwischen den Wülsten der Ductus Cuvieri und des Herzens.
VW	Venenwulst (durch Ductus Cuvieri und Sinus venosus gebildet).

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1. Abraham, K., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus). Anat. Hefte Abt. 1. Bd. 17. 1901.
2. v. Baer, K. E., Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828.
3. Balfour, F. M., A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
4. Beneke, R., Die Entstehung der kongenitalen Atresie der grossen Gallengänge; nebst Bemerkungen über den Begriff der Abschnürung. Rektoratsprogramm, Marburg 1907.
5. v. Berenberg-Gossler, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der kaudalen Darmabschnitte und des Urogenitalsystems des Menschen auf teratologischer Grundlage. Anat. Hefte Abt. 1. Heft 149. 1913.
6. Bischoff, Th. L. W., Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies. Braunschweig 1845.
7. Brachet, A., Recherches sur le développement du diaphragme et du foie chez le lapin. Journ. de l'anat. et de la phys. etc. 31 e année. 1895.
8. — Die Entwicklung und Histogenese der Leber und des Pankreas. Erg. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. (Merkel und Bonnet) Bd. 6. 1896.
9. Broman, J., Über die Phylogenese der Bauchspeicheldrüse. Verh. d. anat. Ges. Anat. Anz. Bd. 44. 1913.
10 Brouha, M., Recherches sur le développement du foie, du pancréas, de la cloison mésentérique et des cavités hépato-entériques chez les oiseaux. Journ. de l'anat. et de la phys. etc. 34 ième année. 1898.
11. — Sur les premières phases du développement du foie et sur l'évolution des pancréas ventraux, chez les oiseaux. Anat Anz. Bd. 14. 1898.
12. Buzik, J., Zur Lehre des angeborenen Verschlusses der grossen Gallengänge. Arch. f. Verdauungskrankh. Bd. 22. 1916.
13. Courvoisier, L. G., Kasuistisch-statistische Beiträge zur Pathologie und Chirurgie der Gallenwege. Leipzig 1890.
14. Choronshitzky, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abteilungen der Wirbeltiere. Anat. Hefte Abt. 1. Bd. 13. 1900.
15. Felix, W., Zur Leber- und Pankreasentwicklung. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1892.

16. Frazer, J. E., On the Development of the Structures associated with the Roof of the Primitive Mouth-Hunterian Lecture. The Lancet. 1916. Vol. 2. p. 45—53.
17. Funccius, Th, Der Prothorax der Vögel und Säuger. Morph. Jahrb. Bd. 39. 1909.
18. Gianelli, L., Occlusione temporanea secondaria delle vie biliare estraepatiche in embrioni di Lepus cuniculus. Monit. zool. ital. anno 22. 1911.
19. Goette, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.
20. Hammar, J. A., Über einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwicklung. Anat. Anz. Bd. 13. 1897.
21. — Einige Plattenmodelle zur früheren embryonalen Leberentwicklung. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. 1893.
22. Hildebrandt, W., Die erste Leberentwicklung beim Vogel. Anat. Hefte Abt. 1. Bd. 20. 1902.
23. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.
24. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1874.
25. — Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Zur Vorgeschichte der Säugetierleber. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt. 1881.
26. v. Kupffer, Über das Pankreas bei Ammocoetes. Münch. med. Abh. 1893. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München. 1893.
27. Laguesse, E., Développement du pancréas chez les sélaciens. Bibl. anat. 2. 1894.
28. — La rate est-elle d'origine entodermique ou mésodermique? Bibl. anat. 2. 1894.
29. Luschka, H., Die Anatomie des Menschen in Rücksicht auf die praktische Heilkunde. Tübingen 1863—67.
30. Mayr, J., Über die Entwicklung des Pankreas bei Selachiern. Anat. Hefte Abt. 1. Bd. 8. 1897.
31. Pensa, A., Lo sviluppo delle vie biliari e del pancreas in alcuni embrioni umani. Anat. Anz. Bd. 41. 1912.
32. Picqué, R., Recherches sur la structure et le développement du pancréas chez Petromyzon. Thèse de doctorat. Faculté des sciences. Paris 1913.
33. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1850—55.
34. Rex, H., Beiträge zur Morphologie der Säugetierleber. Morph. Jahrb. Bd. 14. 1888.
35. Robinson, A., The Early Stages of the development of the Pericardium. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 37. 1903.
36. Scammon, R. E., The development of the Elasmobranch Liver. Amer. Journ. of Anat. Vol. 14. 1912—13.
37. — Development of Biliary System in Animals Lacking a Gallbladder. The Anatomical Record. Vol. 10. 1916.

38. Seessel, A., Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1877.
39. Shore, Th. W., Notes on the Origin of the Liver. Journ. of Anat. and Phys. Vol. 25. 1891.
40. Swaen, A., Recherches sur le développement du foie, du tube digestif, de l'arrière-cavité du péritoine et du mésentère. Journ. de l'anat. et de la phys. etc. 32e année. 1896.
41. Tandler, J., Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Duodenum in frühen embryonalen Stadien. Verh. d. anat. Ges. 14. Vers. Pavia 1900.
42. Veszprémi, D., Einige Fälle von angeborenem Darmverschluss. Zieglers Beitr. Bd. 60. 1915.
43. Völker, O., Über die Entwicklung des Diaphragma beim Ziesel. Bibl. anat. 10. 1902.
44. — Beiträge zur Entwicklung des Pankreas bei den Amnioten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 59. 1902.
45. Weber, J. A., Recherches sur le développement du foie chez le canard. Bibl. anat. 11. 1902.
46. — L'origine des glandes annexes de l'intestin moyen chez les vertébrés. Thèse de doctorat en médecine. Paris 1903.
47. — et P. Ferret, Les conduits biliaires et pancréatiques chez le canard domestique. Bibl. anat. 12. 1903.